АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960

1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. В «Палеонтологическом журнале» печатаются статьи, посвященные общетеоретическим вопросам палеонтологической науки, а также результаты оригинальных исследований, содержащие новые данные по морфологии, филогении, систематике, экологии и биогеографии организмов геологического прошлого. Кроме того, публикуются материалы по истории палеонтологии, а также дискуссионные и критические статьи по важнейшим проблемам палеонтологии и спорным научным вопросам.

2. Допускаются описания, как правило, только новых таксономических категорий, не ниже вида. Описательная часть должна быть составлена в соответствии с правилами международной зоологической или ботанической номенклатуры. При новоописаниях обязательно указывается коллекционный номер голотипа и место его хранения.

3. Статьи, являющиеся результатом работ, проведенных в учреждениях, должны обязательно сопровождаться препроводительным письмом от соответствующих учреждений.

4. Объем статей по общетеоретическим вопросам не должен превышать 1 печатного листа (т. е. 20—25 стр. машинописи), по результатам оригинальных исследований — $^2/_3$ печатного листа, включая иллюстрации, по остальным вопросам — $^1/_2$ печатного листа.

5. Как текст, так и графический материал должны представляться в двух экземплярах (один из которых — первый машинописный оттиск).

6. Статьи должны быть напечатаны на пишущей машинке чисто, через два интервала, на одной стороне листа, с полями с левой стороны не уже 4 *см*, рукописные вставки не допускаются.

Все страницы рукописи должны быть пронумерованы, пояснения к таблицам, рисунки и литература должны быть напечатаны на отдельных от текста страницах.

Сокращения слов, кроме общеупотребительных (например, и т. д., и т. п., 1 *м*, 2 *кг*), не допускаются.

7. Цитируемая в статье литература дается общим списком в конце статьи. Ссылки в тексте на цитируемую литературу даются порядковой цифрой в скобках. Фамилии авторов в списке литературы располагаются в алфавитном порядке, сначала русские, потом иностранные. Библиографические данные располагаются следующим образом:

а) для книг: фамилия и инициалы автора, полное название книги, номер тома, части выпуска, издание и год издания;

б) для журнальных статей: фамилия и инициалы автора, название статьи, название журнала, номер тома, номер выпуска, страницы, номер журнала и год;

в) сокращения названий периодических изданий должны строго соответствовать «Указателю сокращенных и полных названий научной и технической литературы», изд. АН СССР, Институт научной информации, 1957.

8. Иллюстрации могут быть как тоновые, так и штриховые. Фотоизображения разрешаются, как правило, только для голотипов при новоописаниях; остальные рисунки — штриховые. Все изображения должны быть безусловно пригодными для непосредственного репродуцирования.

Иллюстративный материал прилагается к рукописи отдельно. На обороте рисунков и фотографий должны быть указаны фамилия автора, название статьи и номер рисунка.

9. Вместе с рукописью необходимо присылать перевод заглавия статьи на английский язык, а также фамилию автора в латинской транскрипции.

10. В конце рукописи на обложке обязательно указывается адрес автора и телефон.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА

ВЫХОДИТ ЧЕТЫРЕ РАЗА В ГОД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

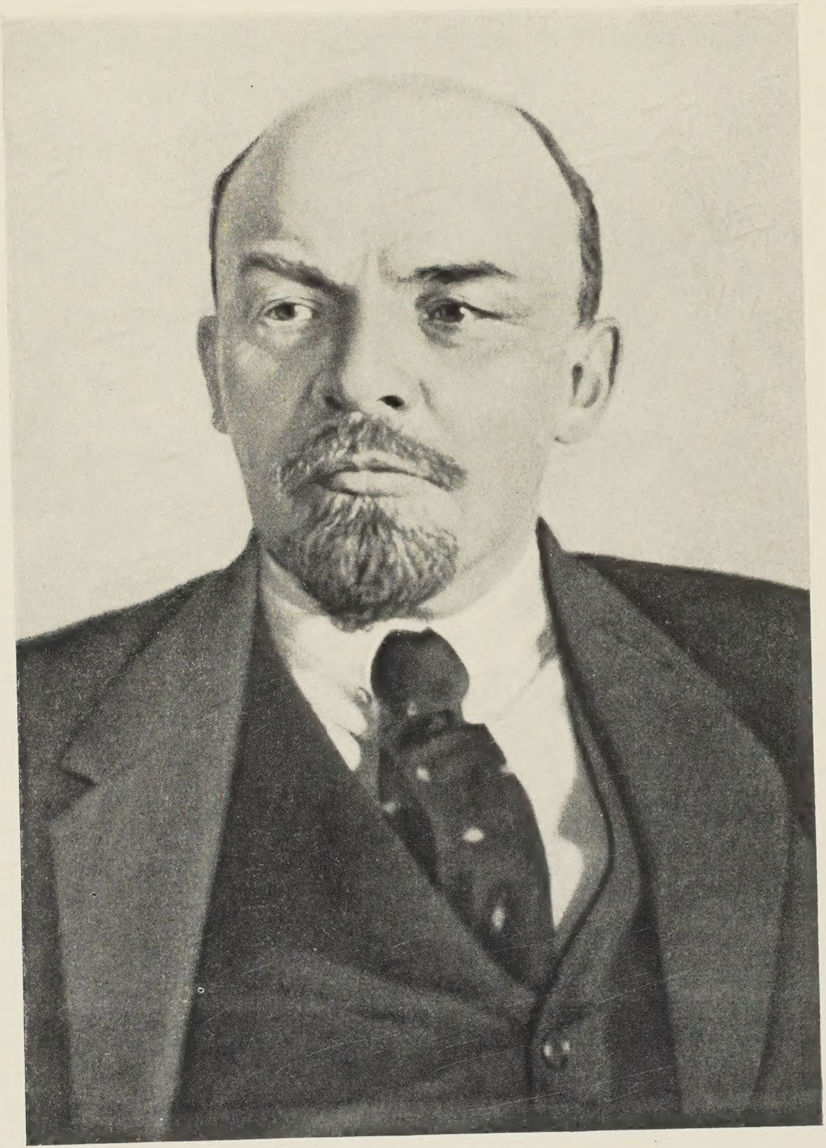
Ю. А. ОРЛОВ (главный редактор), В. Е. РУЖЕНЦЕВ (заместитель главного редактора),
В. И. ГРОМОВ, П. Г. ДАНИЛЬЧЕНКО, И. М. ПОКРОВСКАЯ, Т. Г. САРЫЧЕВА,
Б. С. СОКОЛОВ, Д. Л. СТЕПАНОВ, А. Л. ТАХТАДЖЯН,
В. А. ИВАНОВА (ответственный секретарь)

Технический редактор *Е. К. Барташевич*

Адрес редакции: Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33, ПИН

Т-03571 Подписано к печати 31/III 1960 г. Тираж 925 экз. Заказ 39
Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бум. л. 4,75 Печ. л. 12,11+6 вкл. Уч.-изд. 15,0 л.

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10



В. И. ЛЕНИН

90 лет со дня рождения

Digitized by the Internet Archive
in 2024

https://archive.org/details/paleontological-journal_1960_1

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1960 № 1

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОРГАНИЗАЦИИ КИСТЕПЕРЫХ РЫБ

Костные рыбы появляются в пресноводных отложениях девона сразу в виде довольно многообразных форм. Все они обнаруживают известное организационное сходство с акантодиями, и их родство с ними является весьма вероятным. Однако более точные связи еще не могут быть установлены вследствие перерыва в геологической летописи. Не сохранилось и каких-либо переходов между древнейшими представителями костных рыб — двоякодышащими, кистеперыми и хрящекостными рыбами. Однако именно древнейшие представители этих групп довольно близки по своей организации и, вероятно, произошли из одного корня. Мы отметим лишь основные черты организации, связанные с их образом жизни и общими направлениями их эволюции.

Ряд прогрессивных изменений ясно отличает всех костных рыб от акантодий. Сложный головной панцирь акантодий сохранился у костных рыб в виде более ограниченного числа типичных покровных костей черепа и плечевого пояса. На теле мелкие кожные зубы срослись группами и преобразовались в толстые космоидные чешуи ромбической формы, сочленявшиеся друг с другом и образовавшие очень прочный, но все же гибкий кожный панцирь. У позднейших форм чешуи становились более тонкими, округлыми и теряли постепенно свой дентиновый покров. На челюстях зубы образовали более или менее мощное вооружение, позволявшее перейти к хищному образу жизни. В гиоидной жаберной крышке, прикрывавшей первую жаберную щель акантодий, развились лишь немногие более крупные кости, но сама крышка разрослась и стала закрывать с боков весь жаберный аппарат. Парные конечности ограничиваются двумя парами, но получают большую подвижность.

Костные рыбы сразу испытали дивергентную эволюцию. Некоторые из них быстро прогрессировали и дали начало огромному разнообразию ископаемых и современных лучеперых рыб. Другие сохранили относительно примитивную организацию и дожили до настоящего времени в виде как бы «живых ископаемых» (Brachiopterygii: Polypterus и Calamoichthys). Некоторые костные рыбы перешли к питанию растительной пищей, вместе с которой захватывались, дробились и растирались также державшиеся в водорослях рачки и моллюски. Зубы внутреннего ряда срослись и образовали сложные дробящие зубные пластинки. Это — двоякодышащие рыбы, дожившие в виде немногих представителей до наших дней (Ceratodus) и перешедшие иногда вновь к хищничеству в специальной жизненной обстановке (Protopterus). Наконец, особый для нас интерес представляет другая группа относительно примитивных вымерших рыб — кистеперые (Crossopterygii). Эти хищники пресных вод появляются сразу в виде трех родственных ветвей: Coelacanthiformes, Porolepiformes, Osteolepiformes. Первая ветвь, возникнув в пресных водах, перешла затем к жизни в море, достигла известного расцвета, но специализировалась и почти вымерла в конце мезозоя. В настоящее время сохранился лишь один недавно найденный в Тихом океане представитель этой ветви кистеперых рыб — Latimeria chalumnae. Вторые две ветви связаны более близким родством друг с другом (Rhipidistia). Coelacanthiformes стоят несколько обособленно и в известных отношениях, быть может, близки к Brachiopterygii. Однако в других весьма характерных чертах организации кистеперые рыбы образуют вполне естественную группу родственных организмов. Это касается прежде всего строения парных конечностей. Они имеют вид удлиненных и, очевидно, весьма подвижных плавников с узким основанием и членистой скелетной осью. В плавниках имелась хорошо дифференцированная мускулатура. Центральная часть плавника покрыта кожей с обыкновенной чешуей. Такие плавники несомненно могли служить органами опоры при передвижении по дну водоемов, при проползании в зарослях и даже при выползании на берег. В этом отношении кистеперые рыбы были сходны (и несомненно родственны) с двоякодышащими рыбами. С последними их связывает также наличие органов воздушного дыхания — легких. Эти органы имеются наряду с жабрами и служат добавочными органами, которые дополняют или даже замещают органы водного дыхания при недостатке кислорода в воде. Последнее наблюдается обычно при перегревании воды в пресноводных водоемах и в особенности при наличии большого количества разлагающихся органических веществ. Кистеперые рыбы, как и двоякодышащие, выработали свою организацию в трудных условиях девонского климата и в некоторых отношениях развивались параллельно (5).

Однако некоторые другие особенности были свойственны исключительно кистеперым. Наиболее своеобразной чертой их организации было расчленение осевого черепа на два отдела, подвижно сочленявшихся друг с другом. Передний отдел — ethmosphenoideum — включал орган обоняния и передние части мозга с органами зрения. Задний отдел — oticooccipitale — охватывал орган слуха (и равновесия) и задние отделы мозга. Оба отдела черепной коробки окостеневали у примитивных форм в виде цельных блоков. Хорда проходила в основании заднего отдела черепа и передним своим концом входила в углубление переднего отдела. Она создавала мощную, но все же гибкую связь между обоими костными блоками. В остальном эта связь имела характер сочленения, развивавшегося вокруг хорды — между сфеноидным выступом впереди и передней поверхностью предслуховой области черепа — позади (рис. 1).

Разделение черепной коробки на два сочленяющихся меж собой блока характерно для всех кистеперых рыб (включая современную Latimeria) и не встречается ни в одной другой группе позвоночных животных. Это своеобразное строение является существенной особенностью организации кистеперых рыб и не могло не иметь важного функционального значения, связанного с биологическими условиями их существования. Предполагается (13 и др.), что подвижное соединение, укрепленное связками, служило амортизатором при хватании крупной добычи, предохраняя заднюю часть черепной коробки с головным мозгом от сотрясений. Однако это не защищало передней части черепной коробки с передними отделами мозга, хотя сотрясение передавалось от челюстей именно на передний отдел. Очевидно, амортизатором могли служить и достаточно сложные связи palatoquadratum и крыши черепа с черепной коробкой, так как удары воспринимались непосредственно только челюстями. С другой стороны, наличие мощной подчерепной мышцы указывает на большое значение активного опускания передней части черепа. Это противоречит предположению о пассивной роли межчерепного сочленения в качестве простого амортизатора.

У современной Latimeria имеется во всяком случае специальная продольная подчерепная мышца — musculus subcephalicus (рис. 2), связывающая оба блока между собой и при сокращении подтягивающая, оче-

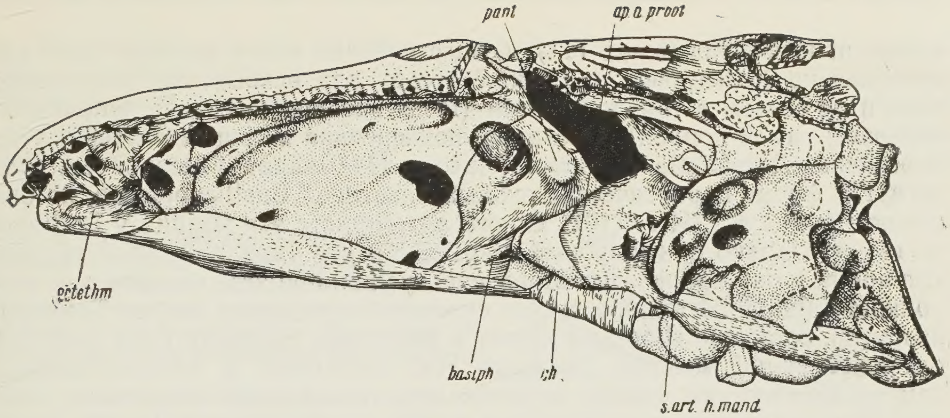


Рис. 1. Череп Latimeria сбоку: *ap. a. proot* — выступ предслуховой области черепа, образующий сочленение с передним отделом черепа; *basiph* — базисфеноид, с которым сочленяется выступ заднего отдела черепа; *ch* — хорда, образующая упругую подушку между передним и задним отделами черепа; *ectethm* — эктоэтмоид, с которым сочленяется передний конец palatoquadratum; *pant* — proc. antoticus, с которым сочленяется верхний отросток palatoquadratum (proc. ascendens); *s. art. h. mand.*— две суставные ямки для головок hyomandibulare (по Милло и Антони, 11)

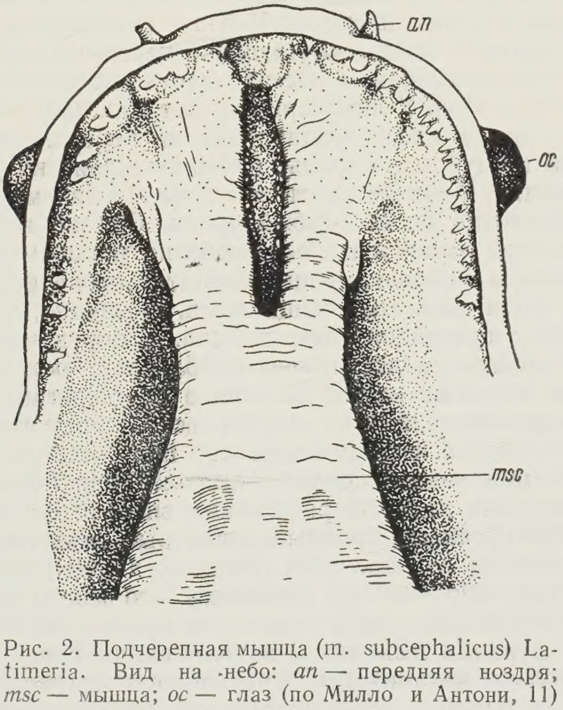


Рис. 2. Подчерепная мышца (m. subcephalicus) Latimeria. Вид на небо: *an* — передняя ноздря; *msc* — мышца; *oc* — глаз (по Милло и Антони, 11)

видно, этмосфеноид назад (11). Существование такой мышцы было уже предсказано Холмгреном и Стеншё (6,14) для ископаемых кистеперых, хотя и не совсем в том положении (fossa subchordalis была заполнена в основном самой хордой). Очевидно, подчерепная мышца имелась и у палеозойских Rhipidistia. Милло и Антони (11) видят указание на это в вогнутой форме параотических зубных пластинок Eusthenopteron, по описанию Ярвика в 1954 г. (10). Явного антагониста эта мышца у Latimeria не имеет. Однако при широком открывании рта (под действием m. coracomandibularis) происходит отведение hyomandibulare, которое при этом толкает palatoquadratum, а вместе с ним и этмосфеноид вперед. Таким образом, m. coracomandibularis играет в известных условиях роль антагониста подчерепной мышцы. Значение этих движений, а следовательно, и самого расчленения черепа, остается при этом все же совершенно неясным. Между тем уже сама мощность подчерепной мышцы Latimeria указывает на ее жизненно важное значение. О том же говорит и всеобщая распространенность разделения черепной коробки кистеперых рыб на два подвижно сочленяющихся меж собой блока.

Мне кажется, что эта организационная особенность связана со способом дыхания, определяющимся особой формой хищничества. Строение конечностей Rhipidistia указывает, что эти пресноводные рыбы ползали по дну водоемов и могли осторожно пробираться в зарослях, однако вряд ли быстро плавали. Форма тела указывает на качества среднего пловца. Расположение непарных плавников также не дает указаний на особо быстрое движение, в особенности у позднейших форм. Osteolepis был, вероятно, еще относительно хорошим пловцом. У более специализированных кистеперых задний спинной и анальный плавники перемещаются назад и сближаются с хвостовым плавником. Осевая часть хвостового плавника становится все более слабой. У латимерии скелет хвостового плавника слабо укреплен. Мускулатура дифференцирована на поверхностные абдукторы отдельных лучей и глубокие мышцы, служащие для складывания и расправления плавника. В целом хвостовой плавник латимерии весьма подвижный, но безусловно очень слабый орган. Однако и у палеозойских Rhipidistia хвостовой плавник не был особенно мощным органом.

Огромная пасть и наличие крупных хватательных зубов говорят о том, что кистеперые были сильными хищниками. Очевидно, это хищничество не было связано с преследованием добычи, а определялось внезапным нападением из засады на достаточно приблизившуюся жертву. В этом случае огромное значение имело спокойное подстерегание, при котором хищник никакими движениями не выдает своего присутствия. Между тем ритмическое открывание и закрывание рта при дыхании вызывало значительные колебания водной среды. Эти колебания несомненно воспринимались на довольно далеком расстоянии впереди от головы хищника сейсмосенсорными органами проплывающих рыб и заставляли их насторожиться и удалиться от опасности. Хищник должен был подстерегать свою добычу буквально «затаив дыхание». Это могло быть достигнуто при медленном всасывании воды через едва приоткрытую ротовую щель. У костных рыб функции дыхания и захватывания пищи обслуживаются обычно одним только механизмом, и расширение ротовой полости сопровождается обязательным и соответствующим по масштабу открыванием рта (2,3). Этот механизм был необходим и кистеперым, но только для захватывания добычи, при быстром и энергичном открывании рта и максимальном расширении ротовой полости. У рыб с костным скелетом эти движения осуществляются быстрым сокращением продольной подъязычной мускулатуры (у Latimeria для этого служит мощный musculus coracomandibularis). Эта же мускулатура используется обычно и для создания дыхательного тока воды через открытый рот. Для дыхания без открывания рта необходима, очевидно, другая мускулатура, позволяющая поочередно раздвигать и сдвигать боковые стенки ротовой полости.

Расширение ротовой полости, снижение в ней давления и, следовательно, всасывание воды через едва приоткрытую ротовую щель или через брызгальце может достигаться действием следующих мышц: m. levator latoquadrati (arcus palatini), m. protractor hyomandibularis и в особенности действием подъязычной мускулатуры — m. coracobranchiales и m. coracohyoideus. Сжатие ротовой полости, нагнетание воды в жаберный аппарат и ее удаление наружу может достигаться действием мышц антагонистов: musculus adductor palatoquadrati, m. adductor (retractor) hyomandibularis, а также отчасти m. intermandibularis и interhyoideus, но в особенности сильной у Latimeria, а вероятно, и у всех кистеперых рыб musculus subcephalicus. Повышение давления в ротовой полости приводило при наличии ротового и спиракулярного клапанов к выталкиванию воды через жаберные щели и далее из-под жаберной крышки наружу (этому могли содействовать и всасывающие движения самой жаберной крышки и гулярного аппарата по М. Воскобойникову). Вероятно, кроме жаберного дыхания, известную роль играло и ротоглоточное, как можно думать на основании сильного развития небной артерии (Megalichthys по Ромеру, 13). Внешний механизм дыхания при этом не меняется. Во всей указанной системе мышц наибольшее значение имеет musculus subcephalicus, при сокращении которой оба блока черепной коробки стягиваются у основания и передний конец черепа опускается. У связанного с передним блоком palatoquadratum задний его конец вместе с челюстным сочленением должен был бы сдвинуться назад и вверх. Однако это движение невозможно вследствие противоположного движения конца hyomandibulare. Единственно возможным остается приведение palatoquadratum и hyomandibulare вместе с челюстным суставом ближе к медиальной плоскости черепа (рис. 3). С другой стороны, антагонистами подчерепной мышцы являются не только указанные мышцы (особенно musculus coracohyoideus), но и очень массивная здесь хорда, которая при сокращении подчерепной мышцы сжимается, а после этого в силу большой ее упругости вновь расширяется и раздвигает оба блока с вентральной стороны. В результате этого задний конец palatoquadratum должен бы опуститься и сдвинуться вперед, однако этому вновь противодействует hyomandibulare. В результате дистальные концы hyomandibulare (symplecticum) и palatoquadratum вместе с челюстным суставом сдвигаются вперед и вверх и неизбежно при этом отводятся в стороны. Таким образом, дыхательные движения могли производиться посредством ритмического сокращения одной только подчерепной мышцы [1].

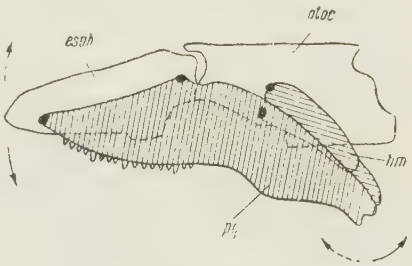


Рис. 3. Схема движений черепа Rhipidistia; сплошные стрелки показывают движения черепа и приведение palatoquadratum и челюстного сустава при сокращении подчерепной мышцы; пунктирные стрелки показывают обратные движения и отведение челюстного сустава:
esph — etmosphenoideum; *hm* — hyomandibulare; *otoc* — oticooccipitale; *pq* — palatoquadratum

---

[1] Так как движения черепной коробки, jalatoquadratum и hyomandibulare происходят в разных плоскостях, то указанную их связность трудно представить на каком-либо графике, а тем более — проверить. Я изготовил модель черепной коробки, palatoquadratum и hyomandibulare в характерном для Rhipidistia положении и с двумя связями для каждого элемента (этмоидное и базальное сочленения для palatoquadratum и два сочленения, одно над другим, для hyomandibulare). При наличии связи между концами palatoquadratum и hyomandibulare самое легкое изгибание в межчерепном сочленении приводило к ясному приведению и отведению palatoquadratum, hyomandibulare и челюстного сустава.

Разделение черепной коробки на два блока, упругая связь между ними посредством хорошо развитой хорды и наличие продольной подчерепной мышцы являются основными элементами механизма затаенного дыхания кистеперых рыб, имевшего огромное значение для хищника, подстерегающего добычу в засаде.

Таким образом, у кистеперых рыб развился по сути новый механизм дыхания, независимый от открывания рта. Последнее служило только для захватывания добычи. Механизмы дыхания и питания оказались разделенными и это имело большое значение для дальнейшего прогресса, обусловив в известной мере и возможность перехода к наземной жизни. У Tetrapoda, однако, подвижность palatoquadratum терялась, всасывающий механизм дыхания создавался подъязычным аппаратом, а открывание рта осуществлялось при помощи musc. levator hyoidei-depressor mandibulae (как у двоякодышащих). Этот путь преобразований, вероятно, уже наметился у Eusthenopteron, поскольку свободная подвижность черепа и palatoquadratum, по-видимому, несколько ограничивалась. Наличие хорошо выраженного processus retroarticularis у Megalichthys позволяет также думать об обособлении musc. depressor mandibulae по меньшей мере у некоторых Rhipidistia.

Известное значение могло иметь у кистеперых рыб и кожное дыхание, на что указывает наличие хорошо развитой системы кожных вен на дорсальной поверхности головы (Megalichthys по Ромеру), а вероятно, и в других местах тела. Преимущества непрерывности и полной незаметности кожного дыхания очевидны. Однако вряд ли это дыхание могло быть достаточно эффективным.

У Rhipidistia механизм затаенного дыхания усовершенствовался вследствие установления связи с органами обоняния. У костных рыб имеются две пары наружных ноздрей. Из них передняя пара играет роль вводных отверстий, а задняя пара — выводных. Ток воды в указанном направлении поддерживается деятельностью ресничного эпителия. Этот механизм обмена воды в органе обоняния весьма несовершенен и не может дать быстрой информации о состоянии окружающей среды. Во время плавания ток воды ускоряется вследствие возникновения разности давления у передней и задней ноздри. Однако при этом и сама рыба перемещается, так что информация все равно запаздывает. Обмен воды в органе обоняния усиливается также при дыхании и при хватании добычи вследствие возникновения токов воды у переднего конца головы. Это последнее обстоятельство имело большое значение для хищника, подстерегающего свою добычу.

При затаенном дыхании через немного приоткрытую ротовую щель функция органа обоняния определялась в значительной мере расстоянием задней ноздри от края ротового отверстия. Чем ближе ко рту располагалась задняя ноздря, тем сильнее сказывалось всасывающее влияние дыхательных движений. Еще более быстрое просасывание и апробация воды в органе обоняния происходили во время питания, так как быстрое открывание рта вызывало мощный ток воды, с которым втягивалась и сама добыча. В обоих случаях перемещение задней ноздри к краю рта означало более совершенное использование органа обоняния. Наиболее выгодным было, однако, полное перемещение задней ноздри внутрь ротовой полости (5). Это дало возможность не только максимального использования органа обоняния, но и дальнейшего совершенствования механизма затаенного дыхания. Дыхательный ток воды мог направляться в ротовую полость не через приоткрытую ротовую щель, а через ноздри и орган обоняния. Таким образом, очевидно, и возникли хоаны, послужившие для прогрессивного развития обоняния и одновременно использованные для затаенного водного дыхания хищника, подстерегающего добычу.

Несомненно, что хоаны первоначально не имели никакого отношения к воздушному дыханию. Рыба может всасывать воздух только у поверхности воды, выставив передний конец головы со ртом наружу. Наиболее быстрое всасывание было возможно, конечно, только через рот, а не через маленькие ноздри. В действительности не только рыбы, но и амфибии, находясь в воде, набирают воздух всегда через рот. Между тем при водном дыхании не только личинки хвостатых амфибий, но часто и личинки бесхвостых (во всяком случае Ascaphus, 12) всасывают воду через ноздри и хоаны. Этот механизм водного дыхания регулируется при помощи клапанов на хоанах. Очевидно, возникновение хоан у кистеперых Rhipidistia было связано не с воздушным дыханием (которое осуществляется и у многих рыб, не имеющих хоан), а с лучшим использованием органа обоняния при затаенном водном дыхании.

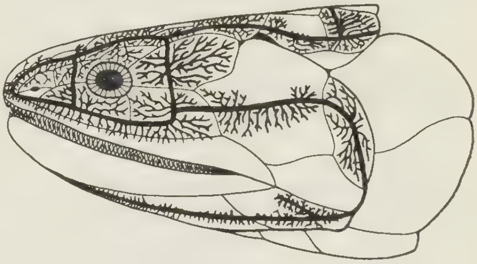


Рис. 4. Каналы сейсмосенсорной системы в костях черепа Eusthenopteron (по Ярвику из Быстрова, 1)

Собственно орган обоняния был у кистеперых несомненно выше развит, чем у других костных рыб — лучеперых. Он обнаруживал известную дифференцировку обонятельного мешка, напоминающую его расчленение у наземных позвоночных (8). У Porolepiformes, кроме главной камеры, имелся еще латеральный ее выступ, который позади через хоаны сообщался с ротовой полостью. Вероятно, здесь имелся и гомолог якобсонова органа. В целом орган обоняния Porolepis был весьма сходен с органом обоняния современных хвостатых амфибий. У Osteolepiformes (Eusthenopteron) обонятельный мешок был еще выше дифференцирован, особенно в его передней части, где располагались два выступа — верхний и нижний, между которыми латерально вклинивался еще средний выступ. В задней части обонятельного мешка имелся и латеральный выступ (который впереди связан с передне-нижним выступом, медиально — с главной камерой и позади — с ротовой полостью) и вентро-медиальный, содержавший, очевидно, якобсонов орган. В целом орган обоняния по своей дифференцировке напоминает соответствующий орган бесхвостых амфибий (8). Очевидно, все это прогрессивное развитие было стимулировано более совершенной вентиляцией обонятельных мешков током воды, проходившим через наружные ноздри и хоаны при периодическом дыхательном расширении ротовой полости.

Кроме органа обоняния, прогрессировали и другие органы чувств и в первую очередь система сейсмосенсорных органов. Система эта состояла из обычных каналов боковой линии тела и типичных каналов в покровных костях черепа, которые отличались лишь наличием югального канала, связывающего оперкулярный канал непосредственно с заднеглазничной частью подглазничного канала (это же типичное расположение каналов перешло и к первым наземным позвоночным — стегоцефалам). От этих каналов уже у наиболее примитивных представителей кистеперых рыб отходили многочисленные выходные канальцы, которые у высших форм отличались обильным ветвлением. У Eusthenopteron (рис. 4) разветвления выходных канальцев буквально насыщали соответствующие кости крыши черепа (9). Это несомненно указывает на огромное значение, которое имела сейсмосенсорная система в жизни кистеперых рыб. Наравне с органом обоняния она служила подстерегающему хищнику для своевременной информации о приближении добычи. Наоборот, орган зрения не имел большого значения для пресноводной рыбы, притаившейся в укрытии — в водорослях или между камнями, или просто в мутной воде. Поэтому у кистеперых рыб были относительно небольшие глаза и небольшой средний мозг.

С прогрессивным развитием органов чувств связано и развитие головного мозга. В основном оно определялось большим значением органа обоняния.

Головной мозг Rhipidistia реставрирован в общих чертах по форме черепной полости (рис. 5) с ее выходными каналами для нервов у Megalichthys (13). Этот мозг по своей вытянутой форме, почти без изгибов, весьма примитивен. Преобладающее значение имеет продолговатый мозг, а из отходящих от него нервов наиболее развит комплекс acustico — lateralis, что связано с хорошим развитием органа слуха и сейсмосенсорной системы. Внутреннее ухо имело большой объем и сложную дифференцировку. Большой sacculus обладал позади выступом, соответствующим lagena, и небольшим выступом, указывающим, по-видимому, на существование papilla basilaris. Вероятно, имелась и macula neglecta amphibiorum. Дорсально лабиринт соединялся, очевидно, с парой эндолимфатических мешков. Мозжечок очень невелик, как у амфибий. Средний мозг вытянутый узкий, что, как и малые размеры глаз, указывает на слабое развитие и небольшое значение зрения. Впереди он незаметно переходит в промежуточный мозг, на котором сильно выступают вверх ganglia habenulae (как у Ceratodus) и пинеальный орган. Внизу глубоко опускается направленная вперед воронка с гипофизом. Своеобразное положение воронки и гипофиза объясняется положением хорды, передний конец которой выдвигается далеко вперед в передний отдел черепной коробки (в ethmosphenoideum), укрепляя сустав между обоими отделами черепа.

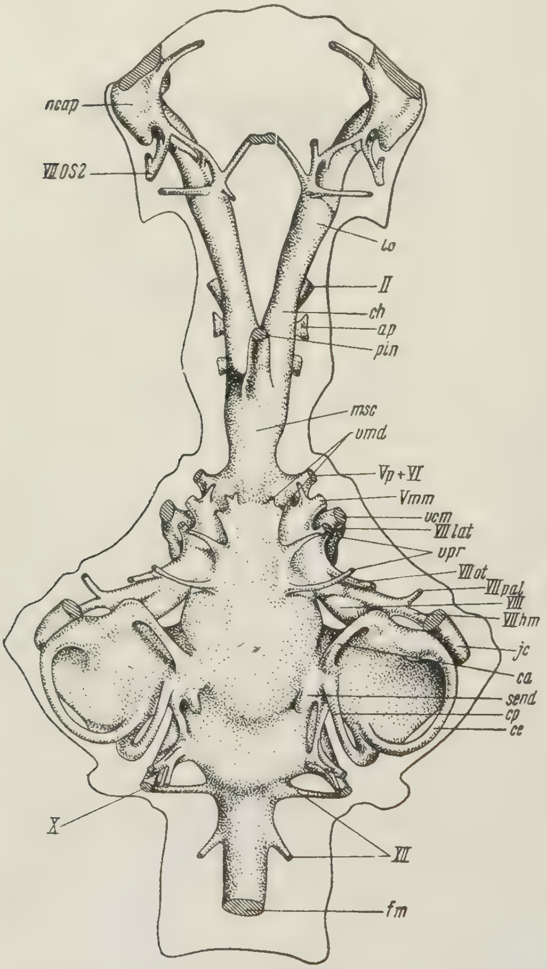


Рис. 5. Полости черепной коробки Megalichthys; вид со спинной стороны: *ap* — нёбная артерия; *ca*, *ce*, *cp* — передний, наружный и задний полукружные каналы; *ch* — полушария переднего мозга; *jc* — канал боковой вены головы; *lo* — обонятельная доля; *msc* — средний мозг; *ncap* — обонятельная капсула; *pin* — область пинеального органа; *send* — эндолимфатический мешок; *vcm* — средняя мозговая вена; *vmd* — вены, идущие от дорсальной поверхности головы к области мозжечка; *vpr* — вены, идущие от височной области головы; *II* — *XII* — головные нервы (по Ромеру, 13)

Передний мозг глубоко разделен на два широко расходящихся полушария, которые впереди переходили в две длинные обонятельные доли. Полушария переднего мозга слабо развиты, они очень примитивны, но во всяком случае это типичные полушария с полным разделением крыши, как у двоякодышащих рыб и у наземных позвоночных (и, следовательно, глубоко отличные от переднего мозга всех остальных костных рыб — лучеперых, обладающих лишь базальными ганглиями и тонкой неразделенной эпителиальной крышей). Вместе с тем ясно, что передний мозг кистеперых рыб, как и мозг амфибий, является типично обонятельным мозгом.

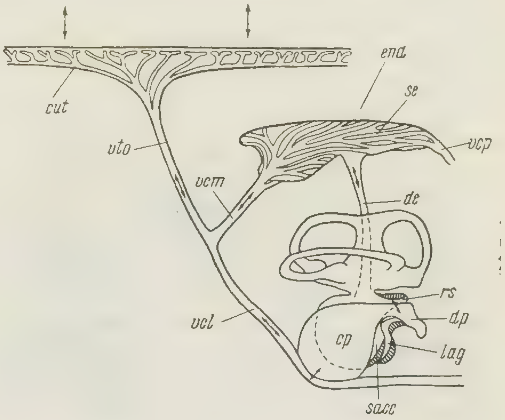


Рис. 6. Схема связей внутреннего уха хвостатых амфибий с венозной системой головы: *cut* — кожные вены; *de* — эндолимфатический проток; *end* — эндолимфатический путь звукопередачи; *lag* — лагена; *rs* — recessus sacculi с macula neglecta amphibiorum; *sacc* — sacculus; *se* — эндолимфатический мешок; *vcl* — боковая вена головы; *vcm* — средняя мозговая вена; *vto* — височная вена; *vcp* — задняя мозговая вена; *cp* — перилимфатический мешок; *dp* — перилимфатический проток

В связи со строением мозга Megalichthys Ромер описывает также расположение некоторых сосудов, насколько об этом можно судить по расположению каналов в стенке черепной коробки. При этом обращается внимание на сильное развитие средней мозговой вены, которая образует у основания венозный синус и связана латерально от него широким каналом с боковой веной головы. С другой стороны, Ромер отметил существование целой системы небольших вен, входящих с поверхности головы внутрь на соединение с системой внутричерепных сосудов (судя по рисункам, эти вены соединялись прямо с венозным сплетением на эндолимфатических мешках). Подобные же вены были описаны Ватсоном у ряда ископаемых Tetrapoda. Все это вместе с существованием эндолимфатических мешков напоминает расположение сосудов у амфибий, где кожные вены головы соединяются через посредство боковой вены головы и средней мозговой вены с разветвленной системой венозных сосудов на поверхности эндолимфатических мешков (рис. 6). По этой системе каналов у амфибий, вероятно, передаются звуковые колебания водной среды, воспринимаемые кожными венами головы непосредственно на эндолимфатический мешок и оттуда через эндолимфатический проток прямо к слуховому пятну — macula neglecta amphibiorum, которое построено именно, как слуховой рецептор со своей membrana tectoria. Такая система звукопередачи специфична для амфибий и используется ими в водной среде (4). Существование той же системы у Rhipidistia вполне гармонирует с упомянутым прогрессивным развитием органа слуха, ясно выраженным у Megalichthys.

Все это хорошо связывается с предполагаемым образом жизни кистеперых рыб как подстерегающих хищников, для которых в мутной пресной воде, при скрытой жизни в зарослях или между камнями, основное значение (для обнаружения добычи) приобретали органы обоняния, а также сейсмосенсорная система и органы слуха. Вместе с тем это является выражением прогрессивного развития кистеперых рыб в направлении, характерном для наземных позвоночных. Оно было, однако, связано только с приспособлением типичной рыбы к данной биологической обстановке в условиях специфических для подстерегающего хищника.

Как кистеперые, так и первичные наземные позвоночные были хищниками, питавшимися рыбой. Как у тех, так и у других имелось двухрядное расположение зубов — относительно мелких в наружном ряду (на maxillare и praemaxillare вверху и на dentale внизу) и, кроме того, ряд мелких зубов и отдельные крупные хватательные зубы во внутреннем ряду (на vomer, palatinum и ectopterygoideum вверху и на конце dentale и на coronaria внизу). В обоих случаях зубы имели радиально-складчатую структуру, достигавшую иногда большой сложности, особенно в крупных хватательных зубах. В связи с этим нельзя не обратить внимания еще на одну особенность, объединявшую кистеперых рыб — Rhipidistia и всех амфибий, как ископаемых, так и современных, и больше нигде не встречающуюся. Я имею в виду наличие межчелюстной железы. Положение и развитие этой железы показывает некоторые различия (8). У Osteolepiformes она помещалась под дном этмоидной части черепа в плоском углублении (fossa apicalis), ограниченном стенками предчелюстных костей и сошников. Позади она переходила в небольшую ямку и в короткий межсошниковый канал, открывающийся на нёбе перед передним концом парасфеноида (рис. 7). Очевидно, здесь находилось выводное отверстие всей железы. Сходное положение занимала межчелюстная железа и ее проток и у позднейших вторичноводных лабиринтодонтов. Гораздо сильнее была развита эта железа у Porolepiformes. Здесь она располагалась в глубоких парных ямках, вдвигающихся между обеими обонятельными капсулами и образующих открытые снизу межносовые полости (cava internasalia). Между обеими полостями имелась еще межносовая перегородка. Стегоцефалы по положению межчелюстной железы примыкают к Osteolepiformes, однако у них эта железа была, очевидно, развита также сильнее и проникала через переднее нёбное окно в предносовое пространство, подобно тому как это имеется у современных бесхвостых амфибий. Однако у хвостатых амфибий межчелюстная железа развита еще сильнее — она помещается впереди между передними концами сошников и проникает через переднее нёбное окно далеко вверх между обоими обонятельными капсулами и даже на тыльную поверхность головы. В этом сильном развитии межчелюстной железы хвостатые амфибии до известной

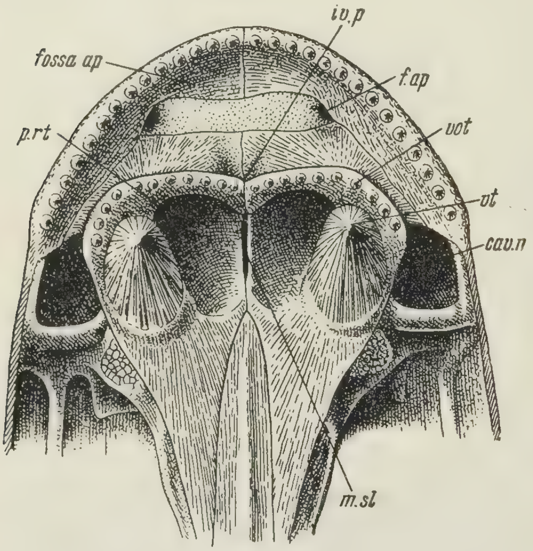


Рис. 7. Передний конец нёба с сошниками и их хватательными зубами у Eusthenopteron: *cav. n.* — хоаны; *f. ap* — foramen apicale; *fossa ap.* — fossa apicalis; *iv. p* — межсошниковая ямка; *m. sl* — щель между сошниками (выводной канал межчелюстной железы); *p. rt* — углубления, в которые входили передние хватательные зубы короноидов; *vot* — сошниковые зубы; *vt* — сошниковые хватательные зубы (по Ярвику, 7)

степени напоминают кистеперых Porolepiformes (8). Это сходство является несомненно результатом конвергентного развития (различия все же достаточно велики — у Porolepiformes это — парная железа, разделенная межносовой перегородкой, у Urodela это — непарная железа, как у Osteolepiformes).

Присутствие межчелюстной железы у всех Rhipidistia несомненно указывает на большое ее биологическое значение. Очевидно, она играла существенную роль в жизни этих кистеперых. У амфибий межчелюстная железа выделяет главным образом слизь, которая помогает заглатыванию живой добычи. Последнее является у них нелегким делом, в особенности при захватывании основной их пищи — членистоногих. У рыб, питающихся в воде, это происходит гораздо проще. Для хищников, питавшихся рыбой, это была не особенно трудная задача — любая рыба имеет слизистую поверхность, облегчающую ее скольжение. Здесь возникает только обратная задача удержать рыбу в ротовой полости. Для этой цели ротовая полость, и не только челюсти, но и нёбо и части жаберного аппарата были основательно оснащены многочисленными мелкими зубами. Кроме того, имелись еще отдельные крупные хватательные зубы (рис. 7). Межчелюстная железа, очевидно, имела у кистеперых рыб какую-то иную функцию, а не ту, которая характерна для амфибий. При переходе к наземной жизни произошла, быть может, постепенная смена функции межчелюстной железы.

Учитывая хищный образ жизни кистеперых рыб, невольно напрашивается мысль, что межчелюстная железа была ядовитой железой, выделение которой парализовало жертву и не давало ей возможности вырваться. Для эффективности воздействия необходимо было жертву ранить. Эту функцию и выполняли отдельные крупные хватательные зубы. На этих зубах покрывавшая их эмаль была снабжена большим количеством острых продольных гребней (1) (рис. 8). Это помогало ранить жертву и вместе с тем способствовало проникновению яда в рану. В особенности большую роль могли играть передние хватательные зубы на сошниках и передних концах нёбных костей, а также на концах зубных костей и на передних короноидах. Как раз в этой области между хватательными зубами сошников и открывался выводной проток межчелюстной железы (рис. 7). Кроме того, по меньшей мере у основания зубов имелась радиальная складчатость дентина (рис. 8). По продольным бороздкам между складками яд свободно протекал в рану. Вместе с тем складчатость дентина увеличивала прочность зуба. Наибольшей сложности строения достигали зубы у Porolepiformes, т. е. у тех кистеперых, у которых и межчелюстная железа достигала наибольшего развития (рис. 9). С другой стороны, у Coelacanthiformes не было ни складчатой структуры зубов, ни межчелюстной железы.

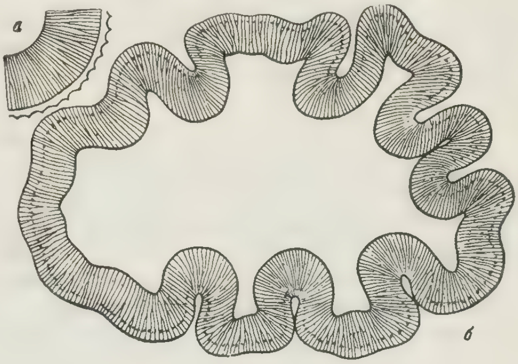


Рис. 8. Поперечные шлифы хватательных зубов Osteolepis: *а* — часть разреза через вершину зуба; *б* — разрез через основание зуба (по Быстрову, 1)

У лабиринтодонтов, питавшихся рыбой, были такие же складчатые зубы, как у Rhipidistia, и они достигали такой же сложности строения, как у Holoptychiidae. Были также крупные хватательные зубы. Вместе с тем была и хорошо развитая межчелюстная железа, которая, очевидно, несла у рыбоядных форм ту же функцию, как у Rhipidistia. Как раз у этих лабиринтодонтов выводной канал межчелюстной железы помещался, как у остеолепидных кистеперых, между сошниками с их хватательными зубами (8) против передних хватательных зубов на dentale.

С переходом к наземному питанию более существенное значение имело количество секрета и его слизистый характер. Железа продолжала развиваться прогрессивно (особенно у Urodela), но меняла свою функцию. Одновременно изменялись как размеры, так и строение зубов. Хватательные зубы исчезли. Сохранились лишь относительно небольшие зубы на челюстях, на сошнике и иногда на парасфеноиде, которые служат только для удержания добычи во рту, но не для нанесения существенных ранений (что и было мало выполнимо при питании членистоногими).

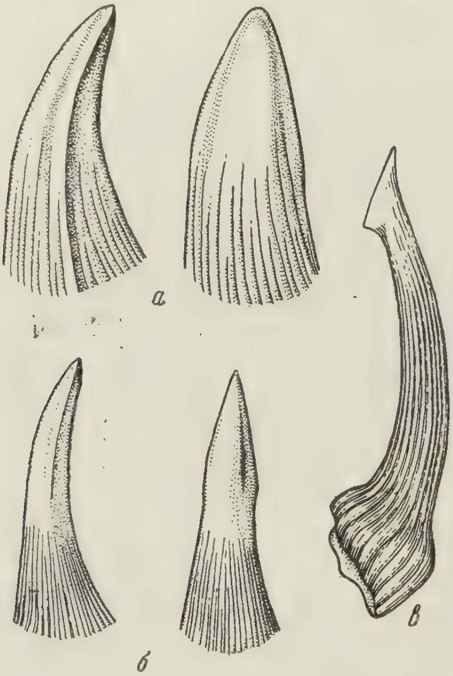


Рис. 9. Хватательные зубы Rhipidistia: *а* — зуб Eusthenopteron сбоку и спереди; *б* — зуб Holoptychius сбоку и спереди, *в* — гарпунообразный зуб Hamodus (из Быстрова)

Во всех рассмотренных признаках организации проявлялось такое сходство кистеперых рыб с низшими наземными позвоночными, что грани между ними, казалось бы, совершенно стираются. Это тем более поразительно, что они обитали в разных средах. Однако, очевидно, именно в этом различия и не были столь резкими, как это обычно себе представляют. Вероятно, и кистеперые рыбы могли выползать на берег, а с другой стороны, и низшие наземные позвоночные вели активную жизнь только в водной среде — несомненно они и питались в воде (в основном рыбой) и размножались только в воде. И все же по морфологическим признакам между ними в некоторых отношениях уже установились достаточно резкие различия: 1) при всем сходстве скелета конечностей, это были все же у кистеперых рыб плавники, а у наземных позвоночных конечности с обособленными пальцами; 2) кистеперые дышали в основном жабрами, хотя могли дышать и легкими, а вероятно, и кожей. Первичные наземные амфибии дышали в основном кожей, хотя могли дышать и легкими, а в личиночном состоянии также жабрами; 3) у кистеперых рыб имелся подвесок — hyomandibulare, который причленялся двумя головками к слуховой капсуле и нес снаружи и сзади отросток, поддерживавший жаберную крышку. У стегоцефалов жаберная крышка редуцировалась, а на месте подвеска всегда имелась слуховая косточка, упиравшаяся медиальным концом в слуховую капсулу, а латеральным в барабанную перепонку, лежавшую в ушной вырезке на месте прежней жаберной крышки. Таким образом, Tetrapoda отличаются приобретением нового аппарата для передачи звуковых колебаний воздуха на внутреннее ухо и это, пожалуй, наиболее резкое отличие наземных позвоночных от кистеперых рыб (поэтому П. П. Сушкин весьма удачно предложил назвать наземных позвоночных Stapedifera).

Все же известны существа с почти переходной организацией, которые Ярвик очень метко назвал «четвероногими рыбами». Это — верхне-девонские ихтиостегиды, организация которых, правда, еще не достаточно изучена. Однако у них во всяком случае имелись рудименты жаберной крышки, хвостовой плавник рыбьего типа, короткий парасфеноид и следы бывшего разделения черепа на два отдела.

Мы не останавливаемся подробнее на организации древнейших стегоцефалов,— это не входит в задачу настоящей статьи. Здесь мне хотелось лишь яснее выделить те организационные черты кистеперых рыб, которые явно лежат на пути становления организации наземных позвоночных и вместе с тем обусловлены специфическим образом жизни хищника, подстерегающего свою добычу в условиях пресноводных водоемов. Прежде всего это — наличие легких в качестве органов воздушного дыхания, что имело большое значение при жизни в перегревавшихся застойных водах и вместе с тем обусловило возможность перехода к наземной жизни. Во-вторых, это — механизм затаенного дыхания, приведший, с одной стороны, к расчленению черепа на два отдела, и, с другой стороны, к перемещению задней ноздри, образованию хоан и общему прогрессу органа обоняния, а в связи с этим и к развитию полушарий большого мозга. В-третьих, этот путь эволюции выражался в развитии гибких органов движения и в особенности парных плавников с расчлененным скелетом и сложно дифференцированной мускулатурой, позволявших незаметно пробираться между камнями или в зарослях растительности. В-четвертых, у таких хищников прогрессивно развивались также сейсмосенсорная система и орган слуха. Механизм звукопередачи осуществлялся, вероятно (как у амфибий в воде), через посредство кожных вен и эндолимфатического мешка. Звуковые колебания передавались по жидким каналам по типичному слуховому рецептору — macula neglecta amphibiorum. Наконец, тот же хищный образ жизни был связан с развитием хватательных зубов и усложнением их структуры. Вместе с тем у Rhipidistia развивалась межчелюстная железа, очевидно, игравшая роль ядовитой железы, секрет которой стекал по продольным бороздкам зубов прямо в рану.

Все эти приобретения перешли затем к стегоцефалам и имели решающее значение в процессе становления наземных позвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Быстров А. П. Zahnstruktur der Crossopterygier. Acta zool., Bd. 20, 1939.
2. Шмальгаузен И. И. О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб. Зоол. ж., т. 29, вып. 5, 1950.
3. Шмальгаузен И. И. Функциональное значение первичных форм прикрепления челюстной дуги к черепной коробке у рыб. Зоол. ж., т. 30, вып. 2, 1951.
4. Шмальгаузен И. И. Механизм звукопередачи у амфибий. Зоол. ж., т. 36, 1957.
5. Шмальгаузен И. И. Ноздри рыб и их судьба у наземных позвоночных. Зоол. ж., т. 37, 1958.
6. Holmgren N. und Stensiö E. Kranium u. Visceralskelett d. Acranier, Cyclostomen u. Fische, Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt., Bd. 4, 1936.
7. Jarvik E. On the species of Eusthenopteron found in Russia and the Baltic States. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 27, No 8, 1937.
8. Jarvik E. On the structure of the snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in General. Zool. Bidrag, Bd. 21, 1942.
9. Jarvik E. On the dermal loves sensorycoals of the skull foordi Whiteaves, with some remarks on E. Säve-Söderberghi Jarvik. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 3 ser., Bd. 21, No 3, 1944.
10. Jarvik E. On the visceral skeleton in Eusthenopteron with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 4 ser., Bd. 5, No 1, 1954.
11. Millot J. et Anthony J. Anatomie de Latimeria chalumnae. Paris, 1958.
12. Noble G. K. The biology of the Amphibia. N. Y., 1931.
13. Romer A. The braincase of the carboniferoos Crossopterygian Megalichthys nitidus. Bull. Museum Compar. Zool., vol. 82, № 1, 1937.
14. Stensiö E. Triassic fishes from east Greenland. Medd. Grønland, Bd. 83, № 3, 1932.

Зоологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
30 IX 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1960 № 1

В. Е. РУЖЕНЦЕВ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ КЛАССИФИКАЦИИ АММОНОИДЕЙ

Система органического мира должна быть филогенетической. Это требование относится как к живущим, так и особенно к вымершим организмам. При построении филогенетической системы необходимо учитывать все особенности организации, выделяя наиболее существенные для каждого этапа эволюции в соответствии с принципом основного звена. При этом момент становления должен привлекать к себе особое внимание. В начале истории группы основное звено в цепи признаков может не совпадать с наиболее ярко выраженной особенностью, потому что еще очень велико значение старых признаков. Поэтому важно не ошибиться в определении узловой точки, где в недрах старой системы впервые возникают зачатки новой организации, типичной для новой таксономической группы.

Онтогенетические исследования всегда были и будут надежной основой классификации. Однако успех таких исследований зависит от согласованного изучения онтогенеза и филогенеза, т. е. от изучения эволюции онтогенезов. Надо стремиться к познанию по возможности всех стадий индивидуального развития, учитывая, однако, разное их значение для решения вопросов таксономии. Ранние стадии могут указывать на филогенетическое родство больших групп и служить основой выделения высших таксономических категорий. Сравнительно поздние стадии дают указание на конкретные предковые роды или виды.

В одной из ранее опубликованных статей (9) мною были указаны пять принципов, применение которых способствует познанию конкретной истории органических групп (филогенеза) и построению их реальной (филогенетической) системы. Здесь мне хотелось подчеркнуть, что два принципа имеют особое значение при разработке системы аммоноидей; это — принципы основного звена и онтогенетический.

Генетическая терминология элементов лопастной линии

Первые попытки создания такой терминологии мы находим в работах Ф. Нётлинга (15, 16), а затем Р. Ведекинда (29—34) и К. Динера (13, 14). Начатые ими исследования были продолжены трудами Г. Шмидта (25—28) и особенно О. Шиндевольфа (17—24), которые сделали интересные выводы о филогении палеозойских аммоноидей и накопили ценный фактический материал по онтогенетическому развитию лопастной линии. Надо заметить, однако, что Шиндевольф и Шмидт были во многом несогласны между собой и формулы лопастных линий примитивных родов часто изображали совершенно различно. Это зависело от многих причин: от степени охвата материала, от субъективного понимания процесса развития, от употребления разных индексов. Отсюда видно, что вопрос, правильно поставленный Нётлингом, несмотря на усилия опытных палеонтологов, разработан в немецкой палеонтологии еще совершенно недостаточно. В других зарубежных странах этим вопросом вообще не занимались, хотя он заслуживает самого серьезного внимания.

В основе предложенного мною метода составления генетических формул (5, 6) лежат следующие два требования: 1) индексы должны точно отражать, несмотря на все позднейшие онто-филогенетические преобразования, первичное положение любой лопасти, т. е. ее положение в момент становления; 2) формулы должны точно фиксировать весь ход онтогенетического развития лопастной линии любой сложности. Для удовлетворения указанных требований достаточно ввести следующие условные обозначения:

V — вентральная, или брюшная, лопасть, расположенная на вентральной стороне, по обе стороны от срединной линии. Она является первичной в буквальном смысле, так как развита уже у бактритоидей — предков аммоноидей. Это самый древний, первый по происхождению элемент лопастной линии. Таким же индексом я обозначаю лопасти, возникающие в результате расчленения первичной вентральной, а также образующиеся из вторичных вентральных седел. Немецкие палеонтологи рассматривают эту лопасть под индексом E, который должен указывать на ее внешнее положение; однако, поскольку внешних лопастей бывает много, принятое мною обозначение более точно определяет сущность этого элемента.

O — омнилатеральная, или всебоковая, лопасть. Это название дано для весьма широкой лопасти, первично занимающей все пространство между узким наружным седлом и дорсальным или, в других случаях, внутренним седлом. Это — второй по времени возникновения элемент лопастной линии, известный еще у бактритоидей (Lobobactrites), характеризующий определенный этап эволюции древнейших аммоноидей, но затем уступивший место другим элементам.

D — дорсальная, или спинная, лопасть, зарождающаяся на месте первичного дорсального седла. Это — третий по времени возникновения элемент лопастной линии. Такой же индекс я принимаю для лопастей, возникающих в результате расчленения первичной дорсальной, а также образующихся из вторичного дорсального седла. Немецкие палеонтологи обозначают эту лопасть индексом I, который должен указывать на ее внутреннее положение; однако, поскольку внутренних лопастей бывает много, принятое мною обозначение более точно отражает сущность этого элемента.

U — умбональная, или пупковая, лопасть, зарождающаяся на внешней стороне раковины, вблизи умбонального шва, и разделяющая первичные наружное и внутреннее седла. Умбональная лопасть замещает омнилатеральную. В ходе индивидуального развития она или остается на месте, или смещается на боковую сторону и становится морфологической боковой лопастью, что не должно, однако, изменять ее названия и индекса, так как принятая мною терминология основана на первичном положении элементов. Это — четвертый по времени возникновения элемент лопастной линии. Таким же индексом я обозначаю лопасти, возникающие в результате расчленения первичной умбональной, а также образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами U и I в одних группах аммоноидей или между элементами L и I — в других группах. Нётлинг, а вслед за ним Ведекинд и Шиндевольф, назвали эту лопасть боковой и обозначили буквой L, несмотря на ее первичное приумбональное положение. Шмидт употреблял для нее буквы L, U и другие (см. 23, стр. 139).

I — внутренняя боковая лопасть, зарождающаяся из первичного внутреннего седла между лопастями D и U. Вначале она пересекает умбональный шов, т. е. расположена частично на наружной, частично на внутренней поверхности раковины, но затем полностью переходит на внутреннюю поверхность, где и остается постоянно у подавляющего большинства аммоноидей. Иногда она переходит на наружную поверхность. Это — пятый по времени возникновения элемент лопастной линии. Такой же индекс я принимаю для лопастей, возникающих в результате расчленения первичной внутренней боковой, а также образующихся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами I и D. Немецкие палеонтологи обозначают внутреннюю боковую лопасть буквой U_1 (умбональная) или K (Kehllobus, или выемочная). Эти индексы мало пригодны, так как первый уже использован для первичной умбональной лопасти, появившейся раньше в филогенезе, а второй — вообще мало говорит о сущности элемента. Определять ее название должен основной мотив — происхождение в зоне первичного внутреннего седла.

L — наружная боковая лопасть, первично зарождающаяся в виде боковых выступов вентральной лопасти, но затем, в ходе индивидуального развития, переходящая в вершину наружного седла (3). Позднее в филогенезе, благодаря ускорению развития, она зарождается сразу в вершине наружного седла. Лопасть L морфологически всегда является наружной боковой. Это — шестой по времени возникновения и последний (из первичных) элемент лопастной линии. Таким же индексом я обозначаю лопасти, возникающие в результате расчленения первичной наружной боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами V и L. Ведекинд, а вслед за ним и Шиндевольф, назвали эту лопасть адвентивной и обозначили ее буквой A_1. Такой индекс совершенно не пригоден, потому что по старой чисто морфологической терминологии адвентивными называли все вторичные лопасти, независимо от их происхождения, которые возникали в результате деления первого бокового седла. Некоторые авторы распространяли это название и на другие добавочные элементы, возникавшие во втором, третьем и т. д. седлах. В нашей генетической терминологии название лопасти L определяет основной мотив — происхождение ее в зоне первичного наружного седла.

Рассмотренные выше шесть лопастей являются основными, возникшими у самых примитивных групп древнейших аммоноидей. Для составления генетических формул более сложных лопастных линий необходимы дополнительные индексы, которые должны отражать два процесса: расщепление основных лопастей и возникновение новых из вершины седел. Для обозначения всех последующих лопастей мною была предложена система цифровых индексов.

L_1, $U_{2\cdot1}$, $I_{2\cdot1\cdot1}$ — нижние цифровые индексы говорят о том, что данная лопасть возникла путем расчленения первичной и последующих лопастей. Количество знаков в нижнем индексе указывает на повторность деления; например, лопасть, возникшая при первом делении L, имеет один знак (L_1 или L_2), лопасть, возникшая в результате деления L_2, имеет уже два знака ($L_{2\cdot1}$) и т. д. Значение нижнего индекса каждой стадии деления говорит о порядке зарождения вторичных лопастей.

( ) — в скобки берутся индексы тех лопастей, которые при делении не вполне обособились одна от другой, т. е. разделяющие их седла ниже соседних.

L^1, U^1, U^2 — верхние цифровые индексы показывают порядок независимого (из седла) возникновения новых лопастей; первичные лопасти V, O, D, U, I, L цифрового индекса не имеют.

: — двоеточие обозначает местонахождение умбонального шва, т. е. линии схождения наружной и внутренней стенок раковины.

Пример 1. Timanites — $(V_2V_1V_2)UU^1U^2 : ID$. Вентральная лопасть испытала неполное трехчленное деление. Между первичными умбональной и внутренней боковой лопастями самостоятельно возникли еще две умбональные лопасти.

Пример 2. Agathiceras — $(V_1V_1)L_2L_1L_2U : ID$. Вентральная лопасть испытала симметричное двучленное деление. Наружная боковая лопасть распалась на три обособленных элемента.

Пример 3. Schistoceras — $(V_1V_1)L_1U_{2\cdot2}U_{2\cdot1}:U_{2\cdot2}ID$. Вентральная лопасть как в предыдущем примере. Умбональная лопасть сначала распалась на два элемента, из которых внутренний развивался с запозданием. Затем последний испытал полное трехчленное деление, причем две вновь образовавшиеся лопасти остались на внешней стороне раковины, а одна перешла на внутреннюю сторону.

Пример 4. Popanoceras — $(V_1V_1)L_2L_1L_{2\cdot1}(L_{2\cdot1\cdot1}L_{2\cdot1\cdot1})U^1U_1:$ $:U^2U_2(I_{2\cdot1\cdot1}I_{2\cdot1\cdot1})I_{2\cdot1}(I_{1\cdot1}I_{1\cdot2})(D_2D_1D_2)$. Вентральная лопасть как в предыдущем примере. Наружная боковая лопасть дала начало четырем элементам: сначала она распалась на три независимые лопасти, затем третья в свою очередь развилась в две лопасти, из которых вторая стала широкой и двураздельной. Первичная умбональная лопасть испытала полное двучленное деление, а затем в вершине седел появились еще две умбональные лопасти. Внутренняя боковая лопасть дала начало трем элементам: сначала она распалась на две независимые части, затем часть, примыкающая к дорсальной стороне, развилась в две связанные между собою лопасти, а вторая часть распалась на две самостоятельные лопасти, из которых одна, расположенная вблизи шва, стала широкой и двураздельной.

Как видно из примеров, формулы лопастных линий основаны только на лопастях; седла особых индексов не имеют. В тех случаях, когда нужно сослаться на какое-нибудь определенное седло, его можно обозначить дробью, составленной из индексов смежных лопастей. Следовательно, первое наружное седло, расположенное между вентральной и первичной умбональной лопастями, получит обозначение V/U.

Новая терминология была применена на практике мною в ряде монографий (7, 8, 10), а также другими авторами (1, 2, 4); она способствовала также разработке филогенетической системы палеозойских аммоноидей (11).

Спорные вопросы терминологии

Вводить новую терминологию вместо существующей — всегда дело трудное и ответственное. Я все же решился на это, учитывая, что единой общепринятой терминологии лопастей выработано не было: среди немецких палеонтологов по этому вопросу идут споры, а палеонтологи других стран еще не осознали всей важности генетических формул лопастных линий.

В следующей корреляционной табличке даны основные индексы, применяемые русскими и немецкими палеонтологами:

по Руженцеву	V	O	L	U	I	D
по Шиндевольфу	E	—	A_1	L	U_1	I
по Шмидту	E	—	L	U	K	I

Основная путаница в номенклатуре, повлекшая за собою серьезные разногласия между разными авторами, произошла от того, что немецкие палеонтологи (Нётлинг, Ведекинд, Шиндевольф) первично умбональную лопасть назвали боковой, первично наружную боковую — адвентивной и первично внутреннюю боковую — умбональной. Эти ошибки были исправлены в моих работах (5, 6) путем введения символов, отвечающих первичному положению лопастей; часть символов была заимствована у Шмидта. Однако Шиндевольф (20) решил, что введенные мною индексы будто бы не учитывают онто-филогенетического развития лопастной линии и основываются на формальном положении лопастей у каменноугольных и пермских аммоноидей. В ответ на это можно сказать, что указанный автор проявил здесь необъективность, так как дело обстоит совершенно наоборот, что и было показано при объяснении генетического смысла индексов. В дальнейшем, при изложении действительного хода развития лопастной линии на разных этапах эволюции аммоноидей, это станет еще более очевидным.

Несостоятельность принятых Шиндевольфом индексов отчетливо, хотя и невольно, показал Аркелл в следующих словах (12, стр. 102): « У Prolecanitina боковая лопасть возникает вблизи умбонального шва и в ходе развития сдвигается в вентральном направлении, пока не займет нормального положения между умбональным швом и срединой вентральной стороны; в то же самое время рядом с умбональным швом возникает новая умбональная лопасть. Это — нормальный ход развития для всех мезозойских аммоноидей, указывающий на то, что предками их были Prolecanitina. С другой стороны, у Goniatitina боковая лопасть остается маленькой и находится вблизи умбонального шва в течение всего развития, в то время как в середине бокового седла постепенно образуется ложная боковая лопасть» (разрядка моя.— *В. Р.*). Сам того не замечая, Аркелл показывает, что боковая лопасть (L) Шиндевольфа в действительности является умбональной лопастью (U), так как зарождается вблизи умбонального шва. Если она смещается в вентральном направлении, то на ее месте возникает новая умбональная лопасть; этим словом автор непроизвольно подчеркивает, что старая лопасть тоже была умбональной. Что касается настоящей боковой лопасти, которая зарождается в вершине наружного бокового седла, то Аркелл называет ее «ложной» боковой лопастью. Каждый, кто внимательно прочтет приведенную цитату, должен понять, какую путаницу в представление о генезисе различных элементов лопастной линии вносят терминология и индексы Шиндевольфа.

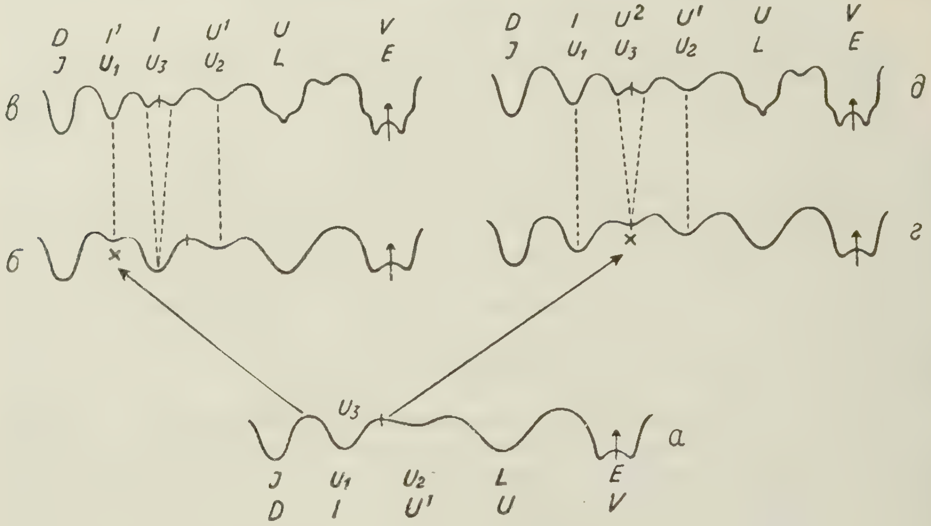


Рис. 1. Развитие лопастной линии у представителей надсемейств Stephanocerataceae (*а*, *б*, *в*) и Perisphinctaceae (*а*, *г*, *д*) (по Шиндевольфу, 21, с добавлением новых индексов)

К такому же выводу мы придем, если проанализируем результаты практического применения индексов Шиндевольфа в его собственном исследовании юрских аммоноидей. На рис. 1, заимствованном из его работы (21), изображено развитие лопастной линии у представителей надсемейств Stephanocerataceae и Perisphinctaceae. Ничего не изменив здесь, я добавил только свои индексы лопастей. У каждой из названных групп развитие лопастной линии начинается со стадии $(V_1V_1)UU^1 : ID$, наблюдающейся уже на второй перегородке (рис. 1, *а*). Характерно, что на этой исходной стадии одна и та же внутренняя боковая лопасть у Шиндевольфа имеет два индекса U_1 и U_3. Затем у Stephanocerataceae (рис. 1, *б*, *в*) между лопастями I и D возникает вторая внутренняя боковая лопасть I^1, а у Perisphinctaceae (рис. 1, *г*, *д*) между лопастями U^1 и I зарождается третья умбональная лопасть U^2. В результате развиваются две принципиально отличные лопастные линии:

1) Stephanocerataceae — $(V_1V_1)UU^1II^1D$,
2) Perisphinctaceae — $(V_1V_1)UU^1U^2ID$,

которые Шиндевольф сводит к одной формуле — $ELU_2U_3U_1I$. Здесь дело уже не только в различных индексах, но и в неправильной интерпретации развития, вытекающей из неудачных индексов. Одни и те же, по Шиндевольфу, лопасти U_3U_1 в действительности оказываются, на основании его же собственного рисунка, совершенно разными, не гомологичными, а только аналогичными лопастями I I^1 и U^2I. Не ясно ли отсюда, что номенклатура Шиндевольфа ведет не к разъяснению, а к затемнению существа дела? Подчеркивать это приходится потому, что генетические формулы лопастных линий имеют исключительно важное значение для разработки филогенетической системы аммоноидей.

Рассматривая предложенные мною индексы, Шиндевольф (20) задает такой несколько наивный вопрос: у ряда родов первично умбональная лопасть перемещается на середину боковой стороны,— становится ли она боковой лопастью или таковая у этих аммоноидей отсутствует? На этот вопрос может быть дан только один ответ — да, отсутствует; у многих родов аммоноидей нет генетической боковой лопасти, и это имеет огромное значение для классификации аммоноидей.

Лопасти V, U, D (по немецкому обозначению E, L, I) Шиндевольф называет протолопастями в отличие от последующих — металопастей. Такое деление неправильно и ненужно, потому что, как уже было показано, все они произошли в разное время и в этом отношении неравноценны. Кроме того, и в практическом отношении такая классификация лопастей не приносит никакой пользы. Поэтому можно согласиться с Шмидтом (28), который критически отнесся к выделению прото- и металопастей Нецелесообразно для «металопастей» брать буквенные индексы с единицей внизу (U_1 и A_1 по Шиндевольфу), потому что это невероятно осложнило бы составление формул у высоко организованных аммоноидей. Цифровые индексы, поставленные в верху или в низу буквы, необходимы для обозначения способа и порядка возникновения новых лопастей. Поэтому все шесть первичных лопастей я обозначаю буквами без цифровых индексов.

Эволюция начальных стадий онтогенетического развития лопастной линии как основа классификации аммоноидей

Первая перегородка и лопастная линия, возникавшие в яйцевой капсуле, непригодны для построения системы аммоноидей; поэтому при разработке данного вопроса опираться следует на вторую и более поздние линии. С этой точки зрения необычайно интересно проследить эволюцию начальных стадий онтогенетического развития лопастных линий, поскольку эти стадии имеют особенно важное значение при выделении высших таксономических категорий.

По принятой мною системе (11) все аммоноидеи подразделяются на пять отрядов: Agoniatitida (агониатиты), Goniatitida (гониатиты), Clymeniida (климении), Ceratitida (цератиты) и Ammonitida (аммониты).

Вентральная и омнилатеральная лопасти были унаследованы аммоноидеями от предковой группы — бактритоидей. У самых древних и примитивных представителей отряда агониатитов лопастная линия взрослых особей состояла только из этих элементов и разделяющих их седел (рис. 2, *а*), т. е. имела формулу VO. В ходе дальнейшего развития того же отряда появился третий элемент — дорсальная лопасть D, вследствие чего формула стала более сложной — VO : D. Образование широкой омнилатеральной лопасти, занимавшей все пространство от вентральной стороны до умбо, не способствовало дальнейшему усложнению перегородки. Поэтому среди агониатитов параллельно возник другой тип лопастной линии (рис. 2, *б*), для которого характерна та особенность, что вместо омнилатеральной лопасти появился четвертый по времени возникновения элемент — умбональная лопасть U. Формула такой лопастной линии, исходной для всех прочих аммоноидей, может быть изображена символами VU : D.

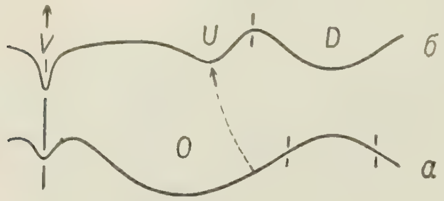


Рис. 2. Наиболее примитивные лопастные линии агониатитов: *а* — Gyroceratites gracilis Bronn; *б* — Anarcestes lateseptatus (Beyr.); средний девон (по Шиндевольфу, 19, с нашими индексами)

В процессе последующей бурной эволюции аммоноидей возник пятый элемент — внутренняя боковая лопасть I, появились новые умбональные лопасти, испытала деление вентральная лопасть и т. д. Все эти преобразования, связанные с обособлением новых отрядов — климений, цератитов и аммонитов, возникали на разных стадиях индивидуального развития. Затем, в результате онтогенетического ускорения, более или менее сложные лопастные линии смещались на все более ранние стадии до второй перегородки включительно. Так возникли разные типы второй лопастной линии. У палеозойских аммоноидей, кроме самых древних, она имела три лопасти — вентральную, умбональную и дорсальную. У триасовых цератитов появилась еще одна лопасть — внутренняя боковая. У юрских аммонитов происходило дальнейшее усложнение: сначала возникла вторая умбональная лопасть, а затем вентральная лопасть стала двураздельной. В меловом периоде появились аммониты с более простой второй перегородкой, имевшей двураздельную вентральную лопасть и только одну умбональную. Следовательно, эволюция второй лопастной линии шла в следующем направлении:

$$VU : D \rightarrow VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)\, UU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)\, U : ID.$$

В группах, развивавшихся по пути значительного упрощения, известны формы, у которых вторая перегородка имела формулу VU (например, Indoceras), что представляет возврат к далекому прошлому.

Совершенно иначе, как будет показано дальше, проходило развитие лопастной линии у гониатитов. Однако вторая линия у представителей этой группы аммоноидей имела только три лопасти по формуле VU : D.

Для построения системы аммоноидей большое значение имеют не только вторая, но и последующие лопастные линии. Если исключить самых древних и примитивных агониатитов, развивавшихся по типу VO, то все остальные палеозойские аммоноидеи естественно распадутся на две группы с принципиально различным начальным онтогенезом. Связывает эти группы исходная вторая лопастная линия VU : D. В первой группе (агониатиты) путем образования сначала внутренней боковой лопасти I, а затем второй умбональной лопасти U^1 произошла перегородка с формулой $VUU^1 : ID$; при этом первичная умбональная лопасть U сместилась из зоны умбо на боковую сторону (рис. 3). Во второй группе (гониатиты) путем образования сначала наружной боковой лопасти L, а затем внутренней боковой лопасти I возникла перегородка с формулой VLU : ID; при этом первичная умбональная лопасть U осталась на старом месте (рис. 4). В обоих случаях количество, форма и расположение элементов оказались совершенно одинаковыми, но происхождение всей лопастной линии было в корне различным. Агониатиты развивались по типу

VU, гониатиты — по типу VLU. Все это можно было установить только на основе длительных исследований эволюции онтогенеза аммоноидей.

Климении принадлежат в основном к первому типу, хотя некоторые представители этой своеобразной группы пытались усложнять свою перегородку по второму типу. Исходным для развития всех мезозойских аммоноидей (цератитов и аммонитов) был тоже первый тип.

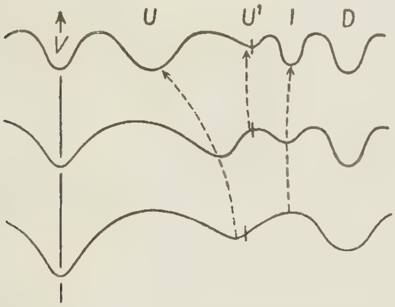


Рис. 3. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у агониатитов (VU-тип)

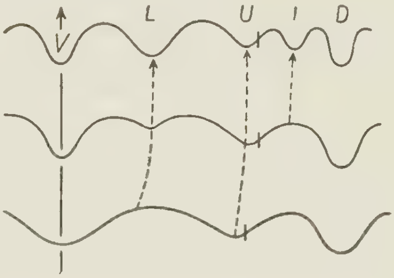


Рис. 4. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у гониатитов (VLU-тип)

К сожалению, гораздо хуже обстоит дело с разработкой системы мезозойских аммоноидей. Недооценка всей важности онтогенетических исследований, наблюдающаяся у подавляющего большинства специалистов по триасовым, юрским и меловым аммоноидеям, является главной причиной того, что эти группы пока не имеют научно обоснованной филогенетической системы. Если бы исследователи цератитов и аммонитов вместо описания и переописания бесконечных видов с таким же усердием изучали онтогенез, особенно раннее онтогенетическое развитие лопастных линий, то классификация этих групп находилась бы сейчас на совершенно ином научном уровне. Даже небольшой накопленный материал показывает, что способы усложнения перегородки у мезозойских групп так же разнообразны, как и у палеозойских.

В основу таксономического деления цератитов и аммонитов могут быть положены прежде всего различные типы второй лопастной линии — $VU:ID$; $VUU^1:ID$; $(V_1V_1)UU^1:ID$; $(V_1V_1)U:ID$. В частности, необходимо подчеркнуть, что у всех исследованных цератитов вторая перегородка построена по типу $VU:ID$. Далее, большое таксономическое значение имеет тот факт, что у одних мезозойских групп рядом с дорсальной лопастью расположена первичная внутренняя боковая лопасть I (например, в надсемействе Perisphinctaceae), а у других — между элементами D и I рано в онтогенезе возникает вторая внутренняя боковая лопасть I^1 (например, в надсемействе Stephanocerataceae). Последующее усложнение лопастной линии происходило тоже самым различным образом: путем образования только новых умбональных лопастей, или путем возникновения как умбональных, так и внутренних боковых лопастей, или же путем образования только новых внутренних боковых лопастей. Новые элементы, усложняющие лопастную линию, могли зарождаться из седел (индексы с верхней цифрой) или возникать путем деления самих лопастей (индексы с нижней цифрой). Кроме того, следует упомянуть еще об одном важном таксономическом признаке, а именно о видоизменении дорсальной лопасти, которая у всех цератитов и ранних амонитов была двураздельной, но затем стала нерасчлененной в основании. Все эти и другие преобразования создавали огромное разнообразие генетических типов лопастной линии, характерных для различных таксонов данных отрядов.

Чтобы показать это с большей наглядностью, приведем некоторые примеры.

1) Усложнение путем образования умбональных лопастей U: [1]

а) Strenoceras Hyatt, 1900 (верхний байос) — $(V_1V_1)UU^1U^2 : U^3ID$.

б) Hypacanthoplites Spath, 1923 (нижний альб) —

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^3 : U^4ID.$$

2) То же, но некоторые умбональные лопасти испытывают полное двучленное деление:

а) Perisphinctes Waagen, 1869 (верхний оксфорд) —

$$(V_1V_1)UU^1U^2_1 : U^2_1ID.$$

б) Craspedites Pavlow, 1892 (верхневолжский ярус) —

$$(V_1V_1)UU^1U_1^2U_1^3U_1^4U_1^5 : U_1^5U_1^4U_1^3U_1^2ID.$$

3) Усложнение путем образования второй внутренней боковой лопасти I^1 и ряда умбональных лопастей U:

Cadoceras Fischer, 1882 (нижний и средний келловей) —

$$(V_1V_1)UU^1U^2U_1^3U^4 : U_1^3II^1D.$$

4) Усложнение путем образования внутренних боковых лопастей I:

Deshayesites Kazansky, 1914 (апт) — $(V_1V_1)U\ I\ I^2 : I^3I^1D$.

5) То же, но некоторые внутренние боковые лопасти испытывают полное двучленное деление:

а) Kosmoceras Waagen, 1869 (верхний келловей) —

$$(V_1V_1)UU^1I_1I^2I^3 : I^4I_1I^1D.$$

б) Normannites Munier-Chalmas, 1892 (средний байос) —

$$(V_1V_1)UU^1I_2I^2_1I^3_1 : I^3_1I^2_1I_1I^1D.$$

6) Усложнение путем асимметричного двучленного деления первичных умбональной и внутренней боковой лопастей:

Cheloniceras Hyatt, 1903 (верхний апт) — $(V_1V_1)U_1U_2U^1I_2 : I_1D$.

7) Усложнение путем образования многочисленных умбональных лопастей U и двух наружных боковых L; первичная умбональная лопасть делится на три самостоятельные лопасти:

Metaplacenticeras Spath, 1926 (кампан) —

$$(V_1V_1)L^1LU_2U_1U_2U^1U^2U^4U^6 : U^5U^3ID.$$

8) Усложнение путем образования многочисленных внутренних боковых лопастей I и одной наружной боковой лопасти L:

Indoceras Noetling, 1897 (маастрихт) —

$$(V_1V_1)LUII^2I^4I^6I^9I^{11}I^{13}I^{15} : I^{14}I^{12}I^{10}I^8I^5I^3I^1I^7D.$$

Даже из этих немногочисленных примеров видно, какие широкие перспективы открываются в деле построения филогенетической системы аммонитов, если пользоваться онтогенетическим методом исследования. Вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшая разработка этого вопроса приведет к созданию новой системы цератитов и аммонитов, свободной от полифилетических представлений. Ключ для понимания сложных взаимоотношений различных групп мезозойских аммоноидей всегда находился в руках исследователей, но они почему-то долгое время не хотели им пользоваться.

Важнейшим методом филогенетической систематики является рассмотрение таксономических категорий в их историческом развитии. В этой связи очень важно подчеркнуть, что сравнение любых особенностей организации, используемых нами в таксономических целях, нельзя проводить на чисто морфологической основе. Типологический подход недопустим при рассмотрении не только взрослых состояний, но и любых ранних стадий. При анализе онтогенетических показателей необходимо учитывать ускорение и замедление развития, выпадение промежуточных стадий, гетерохронии и гетеротопии. Одним словом, исследования должны быть основаны на изучении эволюции онтогенезов.

---

[1] В этом и других случаях объединение родов по типу онтогенеза вовсе не означает таксономического единства. При построении системы аммоноидей надо учитывать и более ранние стадии. Роды, сходные во взрослом состоянии, могут сильно различаться на самых ранних стадиях индивидуального развития. Так, например, роды Strenoceras и Hypacanthoplites имеют различные вторые перегородки, первый — $(V_1V_1)UU^1 : ID$, второй — $(V_1V_1)U : ID$.

Насколько это важно, показывают следующие примеры. У поздних представителей отряда агониатитов в результате онтогенетического ускорения лопастная линия $VUU^1 : ID$ сместилась с поздних стадий на третью перегородку, а умбональная лопасть U передвинулась при этом на боковую сторону. В результате такого преобразования лопасти UU^1 заняли по отношению ко второй перегородке точно такое же положение, какое у поздних гониатитов занимают лопасти LU. Это иногда приводило к неправильному определению индекса лопастей у отдельно взятых поздних агониатитов, а следовательно, и к неправильному определению их таксономического положения. То же самое надо сказать относительно представителей отряда аммонитов. У многих из них вторая лопастная линия вследствие сильного смещения стадий назад имеет формулу $(V_1V_1)UU^1 : ID$. Но эту линию можно интерпретировать, что неоднократно и делалось, как $(V_1V_1)LU : ID$, потому что стадии, доказывающие развитие по первому типу, из онтогенеза полностью вытеснены. Вопрос этот решает общая история развития аммоноидей, показывающая прямую связь отрядов Agoniatitida → Ceratitidae → Ammonitida.

Вплоть до настоящего времени изучению онтогении аммонитов не уделялось должного внимания, хотя ни один вопрос в классификации аммоноидей не является более важным. Однако нужно подчеркнуть, что при решении вопросов таксономического положения отдельных групп, опираясь на онтогенетические показатели, нельзя отрываться от истории развития всех аммоноидей.

Отряды аммоноидей

Все накопленные знания по онто-филогенетическому развитию аммоноидей убедительно говорят о том, что этот надотряд состоит, по крайней мере, из пяти отрядов, обладающих глубоко организационными признаками, определяющими филогенетическое единство подчиненных таксонов. Каждый отряд имеет особый тип раннего онтогенеза, свое основное звено развития, несмотря на многообразие последующих преобразований. Наиболее типичное, наиболее общее в организации должно считаться признаком, или таксономической особенностью, отряда.

Отряд Agoniatitida. Раковина разнообразной, но преимущественно обтекаемой, дисковидной, часто линзовидной формы. Сифон на всех стадиях роста краевой, вентральный. Перегородка развивалась по типу $VO \rightarrow VU$, т. е. рядом с вентральной располагалась сначала омнилатеральная, затем умбональная лопасть. Вентральная лопасть или простая, или трехраздельная, хотя бы в онтогенезе, развивавшаяся по формуле $V \rightarrow (V_2V_1V_2)$, или, как исключительная редкость, двураздельная. Дорсальная лопасть простая или двузубчатая (двураздельная). Вторая лопастная линия лишь в ходе эволюции достигла состояния $VU : D$. Усложнение перегородки происходило путем выделения лопасти I, но главным образом при помощи лопастей U, которые возникали в зоне умбонального шва, откуда последовательно и попеременно смещались сначала наружу, в сторону вентральной лопасти, затем внутрь, в сторону дорсальной лопасти. Иногда новые лопасти развивались из вторичных вентральных седел и затем передвигались в сторону умбо, навстречу умбональным лопастям. Еще реже происходило неполное деление первичной умбональной лопасти. Количество умбональных лопастей могло быть очень большим. Нижний девон — верхний триас.

Отряд Goniatitida. Раковина самой разнообразной формы. Сифон, за очень редким исключением, на всех стадиях роста краевой, вентральный. Исключение составляют некоторые представители надсемейства Cheiloceratacеae (Maximites, Neoaganides, Pseudohalorites), у которых сифон перемещается от вентральной стороны к дорсальной, не достигая последней, и род Agathiceras, у которого на ранних онтогенетических стадиях он центральный, но затем занимает нормальное, вентральное положение. Перегородка развивалась по типу VLU, т. е. между вентральной и умбональной возникла еще наружная боковая лопасть. Вентральная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, трехраздельная, или двураздельная по формуле $V \rightarrow (V_1V_1)$. Дорсальная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, двураздельная, или трехзубчатая (трехраздельная). Вторая лопастная линия имела формулу VU : D. Многие семейства этого отряда сохраняли постоянное количество лопастей — восемь вокруг перегородки. Усложнение лопастной линии шло у них не путем образования новых элементов, а путем изменения формы основных лопастей, которые удлинялись, расширялись, приобретали вверху пережим, внизу отросток, становились куполовидными, трехзубчатыми, многозубчатыми и т. д. Другие семейства испытывали более сложное преобразование перегородки путем выделения новых лопастей, которые возникали из первичных наружной боковой, умбональной и внутренней боковой в результате их однократного или многократного деления на три или на две части. Новые лопасти, отделявшиеся от первичных L и I, разрастаясь, смещались в сторону умбо. Количество возникших таким способом лопастей могло быть очень большим. Средний девон — верхняя пермь.

Отличается от отряда Agoniatitida многими особенностями развития, проявляющимися начиная с самых ранних онтогенетических стадий. В каждом из двух отрядов лопастные линии испытывали многообразные преобразования и усложнения, которые служат основным критерием при выделении подотрядов, надсемейств и семейств. Однако способы преобразования были совершенно различными у представителей каждого из двух отрядов. У агониатитов (VU-тип) усложнение перегородки достигалось при помощи лопастей U, которые снаружи двигались от умбо к вентральной стороне. У гониатитов (VLU-тип) умбональная лопасть тоже принимала участие в усложнении перегородки, но особенно большое повышение организации достигалось при помощи элементов L и I. Новые лопасти, возникавшие в результате деления наружной боковой, двигались в обратном направлении, от вентральной стороны к умбо. Можно указать и другие отличия. В случае усложнения отдельных лопастей, у агониатитов вентральная лопасть становилась трехзубчатой, а дорсальная лопасть — двузубчатой; у гониатитов, наоборот, вентральная лопасть становилась двузубчатой, а дорсальная лопасть — трехзубчатой. Исключения из этого правила представляют такую редкость, что не могут влиять на общую характеристику отрядов. Наконец, заслуживает упоминания тот факт, что даже у самых высоко организованных агониатитов лопасти зазубрены только в основании, тогда как в некоторых семействах гониатитов они осложнены дополнительными седлами доверху.

Отряд Clymeniida. Раковина разнообразной формы, иногда с треугольным завиванием оборотов. Сифон на всех стадиях роста краевой, дорсальный. Пути эволюции перегородки были неустойчивы и весьма разнообразны, но основными направлениями были два: по типу $VU \rightarrow VLU$ (лопасть L никогда не перерастала умбональную) и по типу $VU \rightarrow U$. Вентральная лопасть или простая, или широко-двураздельная, или совсем отсутствует, будучи замещенной в онтогенезе вентральным седлом. Дорсальная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, широко-двураздельная; у одного рода она совсем исчезает, замещаясь дорсальным седлом. Вторая лопастная линия, по имеющимся данным, имела формулу VU : D. В ходе эволюции происходило как усложнение, так и упрощение лопастной линии. Усложнение, осуществлявшееся путем образования лопастей I, U и L, было весьма ограниченным, хотя разнообразным по форме; количество всех лопастей никогда не превышало 12. Упрощение шло путем исчезновения (в онтогенезе) вентральной и даже дорсальной лопастей. Наиболее деградировавшие перегородки климений имитируют древнейших агониатитов, но в обратном изображении: у исходных агониатитов есть вентральная лопасть и нет дорсальной (VO), у примитивных климений есть дорсальная лопасть и нет вентральной (UD), причем лопасть U становится такой широкой, что принимает форму омнилатеральной лопасти агониатитов. Верхний девон — основание нижнего карбона (турнейского яруса).

Отличается от отрядов Agoniatitida и Goniatitida дорсальным положением сифона, а также своеобразием развития лопастной линии.

Отряд Ceratitida. Раковина самой разнообразной формы и скульптуры. Сифон на ранних стадиях роста часто центральный, но во взрослом состоянии всегда краевой, вентральный. Перегородка развивалась по типу $(V_1V_1)U$, т. е. рядом с вентральной располагалась умбональная лопасть. Вентральная лопасть двураздельная, дорсальная — первично двузубчатая. Вторая лопастная линия имела формулу VU : ID. Усложнение перегородки происходило путем выделения лопастей I, но главным образом при помощи лопастей U, которые возникали в зоне умбонального шва, откуда последовательно и попеременно смещались сначала наружу, в сторону вентральной лопасти, затем внутрь, в сторону дорсальной лопасти. У самых поздних представителей возникали и другие способы усложнения. Лопасти, как правило, цератитового типа, хотя иногда они были цельнокрайными или, наоборот, аммонитового типа. Нижняя пермь — верхний триас.

Отличается от отряда Agoniatitida двучленным делением вентральной лопасти, более сложным очертанием второй лопастной линии и общим направлением развития, от Goniatitida — отсутствием наружной боковой лопасти и более сложным очертанием второй лопастной линии, от Clymeniida — вентральным положением сифона и гораздо более высокой общей организацией.

Отряд Ammonitida. Раковина самой разнообразной формы и скульптуры. Положение сифона изменчиво на ранних стадиях, но во взрослом состоянии он всегда краевой, вентральный. Перегородка, как и у цератитов, развивалась по типу $(V_1V_1)U$. Вентральная лопасть двураздельная, дорсальная — либо двузубчатая (первоначальный тип), либо с нерасчлененным основанием, хотя с более или менее усложненными сторонами. Вторая лопастная линия имела формулу $VUU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1 : ID$; у поздних типов с замедленным или обратным развитием количество лопастей могло быть меньше. Усложнение перегородки происходило разными способами: путем выделения лопастей U, I и даже L, а также при помощи дополнительных лопастей, развивавшихся из вершины седел. Различные способы усложнения лопастной линии могут иметь большое значение при подразделении отряда на подотряды, надсемейства и семейства. Лопасти, как правило, аммонитового типа, хотя очень редко они имеют цератитовое или даже гониатитовое очертание. Нижний триас — верхний мел.

Отличается от других отрядов более сложной второй лопастной линией, имевшей в начале филогенетической истории восемь лопастей вокруг перегородки вместо шести у цератитов и четырех у более древних отрядов. Кроме того, лопастная линия аммонитов в целом более развита, т. е. имеет более сложный рисунок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безносов Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Гостоптехиздат, стр. 1—118, 1958.
2. Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи Рудного Алтая. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 64, стр. 1—155, 1958.

3. Богословский Б. И. К вопросу о происхождении отряда Goniatitida. Докл. АН СССР, т. 123, № 5, стр. 921—924, 1958.
4. Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—150, 1956.
5. Руженцев В. Е. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 19, стр. 1—206, 1949.
6. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. Там же, т. 20, стр. 183—198, 1949.
7. Руженцев В. Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. Там же, т. 29, стр. 1—220, 1950.
8. Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. Там же, т. 33, стр. 1—188, 1951.
9. Руженцев В. Е. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии. Палеонтол. совещ. по палеозою. Изд-во АН СССР, стр. 5—36, 1953.
10. Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 60, стр. 1—274, 1956.
11. Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 32, № 2, стр. 49—64, 1957.
12. Arkell W. J. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. L, pp. 81—129, 1957.
13. Diener C. Bemerkungen über die Inzisionen der Suturlinie als Grundlage einer natürlichen Klassifikation der Ammoniten. Zbl. Mineral, usw., SS. 374—381, 1916.
14. Diener C. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. Ibid., SS. 553—568, 578—592, 1916.
15. Noetling F. Über die Ontogenie von Indoceras baluchistanense Noetling. Neues Jahrb. Mineral. usw., H. 1, SS. 1—14, 1905.
16. Noetling F. Die Entwickelung von Indoceras baluchistanense Noetling. Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten. Geol. und palaeontol. Abhandl., n. F., Bd. 8, H. 1, SS. 1—96, 1906.
17. Schindewolf O. H. Zur Terminologie der Lobenlinie. Palaeontol. Z., Bd. 9, SS. 181—186, 1928.
18. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., n. F., H. 115, SS. 1—102, 1929.
19. Schindewolf O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Ibid., H. 148, SS. 1—122, 1933.
20. Schindewolf O. H. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. Paläontol. Z., Bd. 25, SS. 11—34, 1951.
21. Schindewolf O. H. Über Strenoceras und andere Dogger-Ammoniten. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh. 3, SS. 119—130, 1953.
22. Schindewolf O. H. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. Bull. Museum Compar. Zool., vol. 112, No. 3, pp. 217—237, 1954.
23. Schindewolf O. H. Über die Lobenlinie der Ammonoidea. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh. 3, SS. 123—140, 1954.
24. Schindewolf O. H. Die Lobenlinie im System der Ammonoidea. Ibid., Monatsh. 10, SS. 433—443, 1957.
25. Schmidt H. Über Goniatiten — eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen. Zbl. Mineral. usw., SS. 538—544, 1921.
26. Schmidt H. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands. Jahrb. preuss. geol. Landesanst., Bd. 45, SS. 489—609, 1925.
27. Schmidt H. Cephalopodenfaunen des älteren Namur aus der Umgegend von Arnsberg in Westfalen. Ibid., Bd. 54, SS. 440—461, 1934.
28. Schmidt H. Prolobites und die Lobenentwicklung bei Goniatiten. Paläontol. Z., Bd. 26, SS. 205—217, 1952.
29. Wedekind R. Beiträge zur Kenntnis des Oberdevon am Nordrande des Rheinischen Gebirges. 2. Zur Kenntnis der Prolobitiden. Neues Jahrb. Mineral. usw., H. 1, SS. 78—95, 1913.
30. Wedekind R. Die Goniatitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jahrg. 1913, SS. 23—77, 1913.
31. Wedekind R. Beiträge zur Kenntnis der oberkarbonischen Goniatiten. Mitt. Museum Stadt Essen, H. 1. SS. 1—23, 1914.
32. Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. Zbl. Mineral. usw., SS. 185—195, 1916.
33. Wedekind R. Zur Systematik der Ammonoidea. Ibid., SS. 529—538, 1916
34. Wedekind R. Die Genera der Palaeammonoidea (Goniatiten). Palaeontographica, Bd. 62, SS. 85—184, 1918.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
1 XII 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Н. В. БЕЗНОСОВ

К СИСТЕМАТИКЕ ЮРСКИХ AMMONITIDA

По принятой в настоящее время систематике юрские Ammonitida разделяются на три подотряда: Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina. Представители первого подотряда появились в триасе и, мало изменяясь, существовали в течение юры и нижнего мела; они вымерли в верхнемеловое время. Lytoceratina известны с начала юры и, по существующим представлениям, происходят от Phylloceratina. Более разнообразны мнения о происхождении третьего подотряда. Многие из современных исследователей (10, 11) рассматривают Ammonitina как полифилетическую группу, происшедшую от двух первых подотрядов и неоднократно пополнявшуюся их дериватами в результате «повторной эволюции». Весьма распространена также точка зрения, трактующая Ammonitina как потомков триасовых Phylloceratina. Более редки высказывания о непосредственной связи аммонитин с триасовыми Ceratitida.

Подобное разнообразие мнений в оценке взаимоотношений аммонитин с филлоцератинами и литоцератинами не случайно и вытекает из крайне слабой изученности филогенетического развития этих групп. Большинство современных классификаций юрских Ammonitida базируется не на данных филогенеза этой группы, а на чисто формальном комбинировании внешних признаков раковины. Естественно, что подобный методически неверный подход допускает весьма различные решения вопроса. Опыт изучения палеозойских аммоноидей показывает, что единственным путем разработки филогенетической системы аммоноидей являются сравнительно-онтогенетические исследования. При этом В. Е. Руженцевым (7, 8, 9) теоретически обосновано и практически показано первенствующее значение изучения онтогенетического развития лопастных линий для выяснения филогенетических взаимоотношений крупных систематических категорий. Начавшееся в последние годы исследование онтогенетического развития мезозойских аммоноидей (3, 4, 5, 6, 21) дало определенные материалы для оценки взаимоотношений ряда групп.

Целью нашей статьи является попытка нарисовать общую картину изученности онтогенетического развития лопастной линии у нижне- и среднеюрских Ammonitida с тем, чтобы сравнить имеющиеся данные с существующей систематикой этой группы.

Развитие лопастной линии у юрских Phylloceratina

Начало изучению онтогенетического развития лопастной линии Phylloceratina положил В. Бранко (12), изобразивший и описавший начальные стадии развития некоторых представителей подотряда из триаса и юры. В 1914 г. была опубликована статья Л. Спэта (19) по онтогенетическому развитию Tragophylloceras loscombi Sow. Меловые Phylloceratina изучались В. В. Друщицем (3). Данные по развитию лопастной линии среднеюрских Phylloceratina были опубликованы автором настоящей статьи (1, 2). Накопившийся материал позволяет установить следующие основные особенности онтогенетического развития лопастной линии Phylloceratina [1]:

1. Первая лопастная линия ангустиселлятного типа. Вторая развивается неполно вследствие слияния первой и второй линий в шовной области. Третья линия состоит из восьми лопастей; ее формула $VUU^1 : ID$. Лопасть U^1 располагается в шовной части оборота.

2. Увеличение числа лопастей в онтогенезе происходит исключительно путем новообразования лопастей в седле U^1/I. Возникающие лопасти (U^2, U^4, U^5...) попеременно смещаются то на наружную, то на внутреннюю сторону. Лопасть U^3, по-видимому, сохраняет пришовное положение.

3. Вентральная лопасть, начиная с 3—4 линии, разделяется на две доли медианным седлом, которое в онтогенезе не усложняется, а приобретает лишь крышевидную форму. Дорсальная лопасть в процессе онтогенеза вытягивается, становится палочковидной и двузубчатой в основании [литуидной по терминологии Зальфельда (15)]. Бока лопасти D остаются прямыми у большинства филлоцератин; боковые зубцы на ней наблюдаются только у представителей рода Tragophylloceras. Умбональные лопасти, смещающиеся на наружную сторону, в онтогенезе становятся трехветвистыми благодаря закладке и развитию пары боковых зубцов в основании. Внутренние умбональные лопасти также трехветвистые, но асимметричные благодаря смещению ветвей на внутреннюю сторону. Внутренняя боковая лопасть I расчленяется подобно внутренним умбональным лопастям.

4. Генетические седла в онтогенезе не расчленяются. Рассеченность морфологических седел вызывается смещением боковых зубцов вверх. При этом у всех среднеюрских и последующих Phylloceratina на ранних стадиях онтогенеза (3—4 оборота спирали) из лопасти V один зубец с каждой стороны смещается в дорсальном направлении; из умбональных лопастей, смещающихся на наружную сторону (U^1, U^2, U^4...), вверх смещается по одному зубцу в вентральном направлении; из внутренних умбональных лопастей (U^5, U^7...) у крупных раковин может смещаться один зубец в сторону лопасти I. Дальнейшее усложнение седел происходит либо путем смещения еще одного зубца из лопасти U^1 (Calliphylloceras, некоторые представители рода Holcophylloceras), либо полным рассечением этих зубцов (рис. 1) (Partschiceras, Zetoceras, Phyllopachyceras). Из лопастей U и I у среднеюрских и более поздних филлоцератин зубцы лопастей вверх не смещаются. Большинство нижнеюрских филлоцератин показывает строение лопастной линии, сходное с описанным выше. Исключением является род Tragophylloceras, у которого, по-видимому, происходит смещение боковых зубцов из лопасти U (19, фиг. 1).

5. Формула лопастной линии в обобщенном виде:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1U_2)\,(U_2^1U_1^1U_2^1)\,(U_2^2U_1^2U_2^2)\,U^m \ldots : \ldots U^nID\,(m = n \pm 1).$$

Стадии онтогенетического развития лопастной линии юрских Phylloceratina повторяют определенные стадии ее развития в филогенезе. Так, лопастная линия триасовых Ussuritidae, характеризующаяся малым количеством умбональных лопастей и цельными окончаниями седел, соответствует в общих чертах лопастной линии, наблюдаемой у среднеюрских филлоцератин в начале третьего оборота; лопастной линии верхнетриасовых и нижнелейасовых представителей подотряда с двураздельными окончаниями морфологических седел и возросшим числом умбональных лопастей отвечают лопастные линии конца третьего — начала четвертого оборота спирали. Более поздние стадии развития отличаются у представителей различных семейств и в некоторых случаях отражают историю формирования лопастной линии в филогенезе более узкой группы (сем. Phyllopachyceratidae). Следует, однако, отметить, что сходные типы лопастной линии могут вырабатываться в филогенезе близко родственных групп параллельным путем, чему служит пример нижнеюрского рода Zetoceras и среднеюрских и более поздних представителей рода Partschiceras.

---

[1] При обозначении элементов лопастной линии приняты символы и термины, разработанные Руженцевым (8,9), обычно употребляемые советскими палеонтологами «онтогенетического направления».

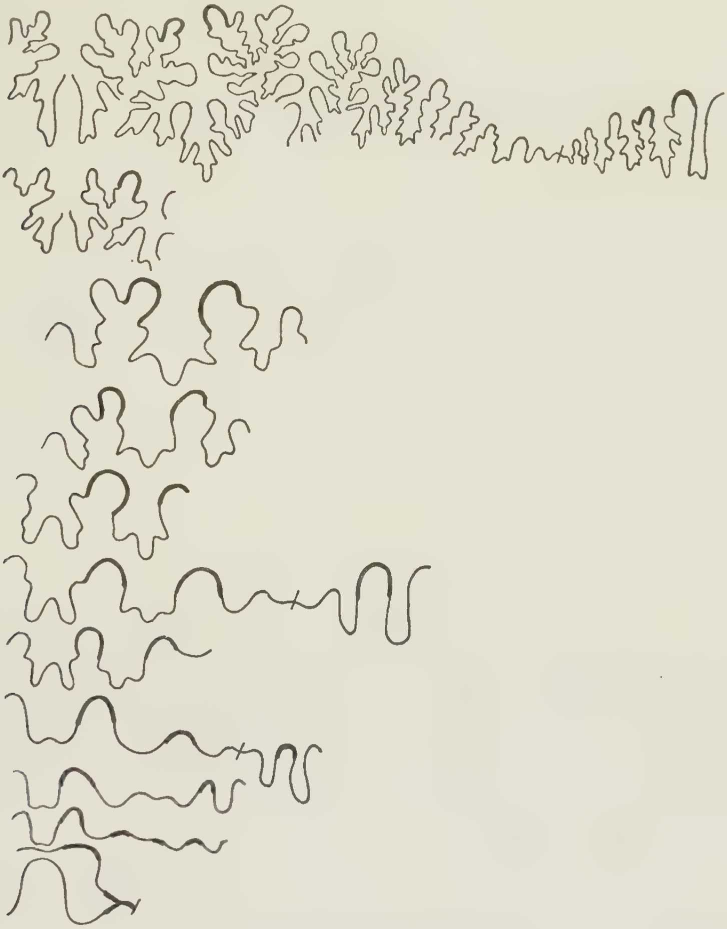


Рис. 1. Partschiceras aff. subobtusum Kudern. Жирной линией выделены генетические седла. Крым, средний келловей

Следует также отметить, что в онтогенетическом развитии лопастной линии Phylloceratina существует много общих черт с Ceratitida. К числу последних можно отнести способ увеличения количества лопастей путем их вычленения из седла U/I и последующего попеременного смещения их то на наружную, то на внутреннюю сторону, затем сохранение на всех стадиях онтогенеза цельных генетических седел, и, наконец, простое строение дорсальной лопасти.

Развитие лопастной линии у Lytoceratina

Онтогенетическое развитие лопастной линии у юрских Lytoceratina изучено лишь на примере представителей двух семейств — Lytoceratidae и Nannolytoceratidae О. Шиндевольфом (17) и автором (1). Меловые представители этого подотряда изучались В. В. Друщицем (3). Данных по онтогенетическому развитию наиболее древних литоцератин-геттангских Pleuracanthitidae и Ectocentritidae не имеется.

Онтогенетическое развитие лопастной линии Lytoceratidae и Nannolytoceratidae характеризуется следующими особенностями:

1. Первая лопастная линия ангустиселлятного типа. Вторая состоит из восьми лопастей $(V_1V_1)UU^1:ID$. В основании лопасти V наблюдается или уплощение, или слабое медианное седло.

2. Увеличение числа лопастей в онтогенезе происходит исключительно путем частичного или полного рассечения внутренней боковой лопасти I на две лопасти I_1 и I_1 и последующего вычленения лопастей из седла между ними.

3. Рассечение лопасти V идет путем увеличения размеров медианного седла и образования боковых зубцов. Лопасть D вытягивается, становится двуветвистой в основании и осложняется парными, симметрично расположенными боковыми зубцами. В основании умбональных лопастей закладывается по вторичному седлу, развитие которого приводит к образованию двуветвистости этих лопастей. Лопасть I осложняется седлом в основании, развитие которого может привести к ее полному разделению на две самостоятельные лопасти I_1 и I_1.

4. Седла расчленяются одновременно с лопастями путем образования в вершине зубца, разделяющего их на две доли. Срединные зубцы не возникают в седле I/D и не всегда присутствуют в седле U^1/I.

5. Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_1U_1)(U_1^1U_1^1)\,I_1:I_1\,(D_1D_1);\qquad (V_1V_1)(U_1U_1)(U_1^1U_1^1)(I_1:I_1)(D_1D_1).$$

Как уже указывалось выше, онтогенетическое развитие лопастной линии ранних литоцератин неизвестно. Лопастная линия взрослых экземпляров Pleuracanthitidae показывает многие «филлоцератиновые» черты — трехветвистое окончание умбональной лопасти, округлые лепестковидные очертания седел, вытянутые очертания слабо рассеченной двухзубчатой в основании дорсальной лопасти. Некоторые из этих признаков — трехветвистое окончание лопасти U — проявляются и в онтогенезе тоарских Lytoceratidae (17, фиг. 27, 28).

Развитие лопастной линии у представителей подотряда Ammonitina

Если Phylloceratina и Lytoceratina обладают устойчивыми особенностями онтогенетического развития лопастных линий, характеризующими всю группу, то этого никак нельзя сказать об Ammonitina. Поэтому представляется целесообразным провести рассмотрение этого подотряда по отдельным надсемействам и семействам, приняв за основу систематику В. Аркелла (10, 11) как наиболее разработанную.

Надсемейство Psilocerataceae объединяет наиболее древних аммонитин, происходящих согласно существующим представлениям от триасовых Ussuritidae (Phylloceratina), а именно семейства Psiloceratidae, Schlotheimiidae, Arietitidae, Oxynoceratidae и Echioceratidae. В первом из этих семейств известны далеко не полные развертки лопастных линий для Psiloceras planorbis Sow. (13, фиг. 12) и P. aff. errugatum Bean-Phillips (19, табл. I, фиг. 5), не позволяющие составить формулу лопастной линии. Из существенных особенностей следует отметить: 1) образование многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и внутреннюю стороны; 2) палочковидное очертание дорсальной лопасти, двузубчатой в основании, но, в отличие от большинства филлоцератин, осложненной также парой боковых зубцов; 3) трехветвистое разделение умбональных лопастей и лепестковидное очертание седел; 4) глубокое и асимметричное рассечение лопасти I. Последний признак резко отличает псилоцератид от филлоцератин.

Семейство Schlotheimiidae, согласно существующим представлениям, происходит от Psiloceratidae и вымирает, не оставляя потомков. Онтогенетическое развитие лопастной линии изучалось А. Дитцем на примере Schlotheimia angulata Schloth. и Sch. lacunata Buckm. (13, фиг. 29, 32) и затем на примере первого из этих видов О. Шиндевольфом (17, фиг. 33, 40в). Имеющиеся данные позволяют констатировать, что: 1) увеличение числа лопастей происходит как путем возникновения новых умбональных лопастей, так и путем полного рассечения лопасти I с последующим усложнением возникших элементов. При этом, если рисунки Дитца правильны, у Sch. lacunata наблюдается обратное заложение умбональных лопастей в направлении от лопасти U^1 ко шву, а не наоборот, как это изображено для Sch. angulata и происходит у большинства аммонитин. 2) Дорсальная лопасть в онтогенезе сильно вытягивается, становится палочковидной и двузубчатой в основании; затем на ее боках возникают слабые зубцы. 3) Формулы лопастной линии, согласно зарисовкам Дитца: для Sch. angulata —

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1U_2)\,(U_1^1U_1^1)\,U^2U^3\ldots:(I_{1\cdot1}I_{1\cdot1\cdot2})I_{1\cdot2}\,(I_{1\cdot1\cdot1}I_{1\cdot1\cdot2})\,I_{1\cdot2}\,(D_1D_1)$$

для Sch. lacunata

$$(V_1V_1)\,U_2U_1U_2)\,(U_2^1U_1^1U_2^1)\ :\ \ldots\ U^4U^3U^2I_1I_1\,(D_1D_1).$$

В последней формуле лопасть U^2 может трактоваться так же, как лопасть I_2, закладывающаяся очень высоко на наружной стенке лопасти I.

Семейство Arietitidae также в своем происхождении связывается с псилоцератидами. Онтогенетическое развитие лопастной линии изучено Дитцем для Asteroceras obtusus Sow., Arnioceras geometricum Opp., Euagassiceras sauzeanus d'Orb., (13, фиг. 23, 24, 27) и протекает весьма сходно у всех перечисленных видов. Увеличение числа лопастей достигается образованием лопасти U^2, кроме которой на поздних стадиях онтогенеза могут возникать две лопасти U^3, расположенные симметрично по обе стороны от шва. Дорсальная лопасть в онтогенезе проходит вытянутую палочковидную стадию, двузубчатая в основании, со слабо развитыми боковыми зубцами. Лопасти U и U^1 у A. obtusus и E. sauzeanus осложняются парой боковых зубцов в основании, развитие которых приводит к их трехветвистости. У A. geometricum лопасть U становится двуветвистой, сходной с лопастью U Eoderocerataceae. Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1U_2)\,(U_2^1U_1^1U_2^1)\,U^2:I\,(D_1D_1);\ \ (V_1V_1)\,(U_2U_1)\,U^1U^2:I(D_1D_1).$$

Развитие лопастной линии у Echioceratidae изучено Дитцем на примере Echioceras raricostatum Ziet. Приведенные этим автором три развертки лопастной линии (13, фиг. 20, 21 и 22) несколько различаются между собой на поздних стадиях онтогенеза по форме лопастей и в рассечении лопасти U. В общем развитие лопастной линии очень близко по характеру к Arietitidae и отличается появлением лопасти U^3, смещающейся на наружную сторону. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1U^2U^3:I\,(D_1D_1).$$

Развитие лопастной линии Oxynoceratidae детально изучено А. Кнаппом (14) на примере Oxynoticeras oxynotum Qu. В развитии лопастной линии этого вида, судя по рисункам Кнаппа (14, табл. III, IV), наблюдаются следующие особенности: 1) во второй и третьей линии отсутствует лопасть U^1, фиксируемая этим автором лишь начиная с 6—7 линии. Этот факт вызывает сомнение и не подтверждается Шиндевольфом (17).

2) Увеличение числа лопастей происходит путем развития весьма многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и на внутреннюю сторону, а также путем образования крупных зубцов в вершинах разделяющих их седел. Кроме этого, на поздних стадиях онтогенеза возникает крупный зубец в вершине седла I/D. 3) Седла и лопасти расчленяются неглубоко; дорсальная лопасть вытянутая, двузубчатая в основании, со слабыми боковыми зубцами. Основное различие Oxynoceratidae от Arietitidae, рассматриваемых в качестве их предков, заключается, таким образом, в возникновении многочисленных мелких, слабо развитых умбональных лопастей, что связано с образованием инволютной раковины.

Надсемейство Eoderocerataceae объединяет происходящие, по мнению Аркелла, от литоцератин семейства Eoderoceratidae, Polymorphitidae, Liparoceratidae, Amaltheidae и Dactylioceratidae.

В первом семействе онтогенетическое развитие лопастной линии изучено Дитцем (13) у Xipheroceras ziphus Hehl., Promicroceras planicosta Sow., Bifericeras bifer Qu. Все эти виды показывают сходное развитие лопастной линии в онтогенезе, характеризующееся следующими особенностями[2]: 1) Увеличение числа лопастей достигается возникновением в шовной области двух умбональных лопастей U^2 и U^3. На внутренней стенке лопасти I возникает крупный зубец, развивающийся иногда в самостоятельную лопасть. 2) Дорсальная лопасть в онтогенезе проходит стадию вытянутой, двузубчатой в основании лопасти и затем осложняется боковыми зубцами. Лопасть U сначала становится трехзубчатой путем возникновения зубцов U_2 и U_2; однако значительное развитие из них получает лишь наружный зубец, благодаря чему рассматриваемая лопасть становится двуветвистой. 3) Наружное и боковое седла расчленяются независимо от лопастей и одновременно с ними путем возникновения в них пары боковых зубцов, из которых максимальное развитие получает зубец, прилегающий к лопасти U и смещающийся затем в вершину седла. 4) Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1)\,U^1U^2 : U^3I\,(D_1D_1); \quad (V_1V_1)\,(U_2U_1)\,U^1U^2 : U^3I_1I_2\,(D_1D_1).$$

Онтогенетическое развитие лопастной линии у представителей Polymorphitidae и Liparoceratidae не изучено.

Развитие лопастной линии Amaltheidae изучалось Шиндевольфом (17, фиг. 25) на примере Amaltheus margaritatus Montf., в онтогенезе которого наблюдается: 1) Увеличение числа лопастей путем вычленения умбональных лопастей U^2, U^3 и затем U^4, расположенной между ними. 2) Дорсальная лопасть проходит стадию вытянутой палочковидной лопасти с двузубчатым основанием, затем становится двуветвистой со слабо зазубренными боками. Лопасть U осложняется парой зубцов по бокам, в результате развития которых она становится трехветвистой. Седла расчленяются одновременно с лопастями и независимо от них. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1U_3)\,U^1U^2U^4 : U^3I\,(D_1D_1).$$

Онтогенетическое развитие Dactylioceratidae изучено нами на примере Dactylioceras ex gr. commune Sow. (рис. 2) и характеризуется следующими особенностями: 1) увеличение числа лопастей происходит путем образования лопасти U^2, смещающейся на наружную сторону. На внутренней стороне лопасти I возникает зубец, развивающийся в лопасть I_2. Кроме этого, на поздних стадиях онтогенеза, на пятом обороте, у шва возникает пара симметрично расположенных лопастей — лопасть U^3 и лопасть, возникающая на наружной стенке лопасти I, в ее верхней части, которую можно трактовать либо как вторую лопасть U^3, либо как лопасть I_2.

---

[2] Дитц (13, фиг. 14) для Promicroceras planicosta изобразил при сечении оборота 0,8 *мм* лопастную линию из шести лопастей, что, по-видимому, неверно.

2) Дорсальная лопасть на поздних стадиях показывает двухзубчатое окончание, вытянутая, со слабыми боковыми зубцами. Лопасть U осложняется парой зубцов в основании и затем становится трехветвистой. Лопасти U^1 и U^2 слабо рассечены. 3) Седла рассечены слабо; наружное седло расчленяется одновременно с лопастью U путем образования сначала одного зубца, прилегающего к лопасти U. 4) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1U_3)\,U^1U^2U^3 :$$
$$: U^3I^1I_2\,(D_1D_1).$$

Заканчивая рассмотрение лопастной линии Eoderocerataceae, можно сделать два вывода: 1) Eoderocerataceae по характеру развития лопастной линии очень близки к Arietitidae. Сходство проявляется в характере новообразования и рассечения лопастей и седел и в формуле лопасти D. 2) Сходство строения лопастной линии Eoderocerataceae и литоцератин, проявляющееся в двуветвистом окончании лопасти U и общей форме лопастной линии, является внешним и возникает на поздних стадиях онтогенеза. Этот факт, а также отсутствие у Eoderocerataceae воротников, делают весьма сомнительной связь рассматриваемого надсемейства с литоцератинами.

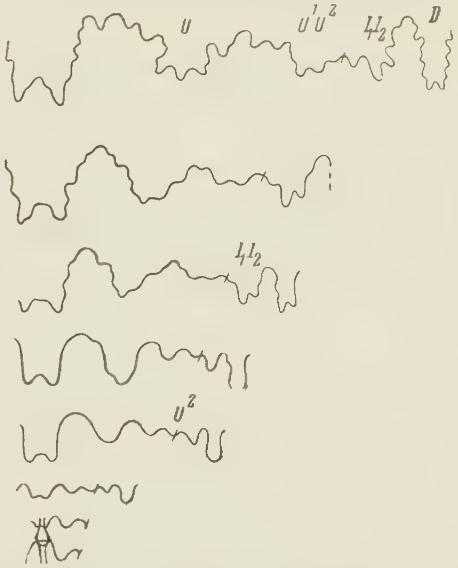


Рис. 2. Dactylioceras ex gr. commune Sow. Сев. Кавказ, р. Наротлы-кол; средний тоар

Надсемейство Hildocerataceae по Аркеллу объединяет семейства Hildoceratidae, Tmetoceratidae, Bouleiceratidae, Hammatoceratidae, Graphoceratidae, Sonniniidae и Clydoniceratidae. В первом семействе нами было изучено онтогенетическое развитие лопастной линии у Hildoceras bifrons Brug. и Dumortieria ex gr. pseudoradiosa Br.

Развитие лопастной линии Hildoceras bifrons Brug. (рис. 3) характеризуется следующими особенностями: 1) Увеличение числа лопастей происходит путем возникновения лопасти U^2, кроме которой на поздних стадиях онтогенеза у шва образуется пара слабо развитых лопастей U^3 и U^3. 2) Дорсальная лопасть вытянутая, двузубчатая в основании, слабо зазубренная по бокам. Лопасть U вначале осложняется двумя зубцами по бокам основания, однако наружный зубец развивается слабо, и на взрослой стадии лопасть U имеет двуветвистое окончание. Остальные лопасти рассечены слабо. Седла расчленяются одновременно с лопастями. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_1U_2)\,U^1U^2 : I\,(D_1D_1).$$

Принципиально иное строение лопастной линии показывает другой представитель семейства Hildoceratidae — Dumotieria ex gr. pseudoradiosa Br. (рис. 4). Отличие заключается прежде всего в том, что дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом. Увеличение числа лопастей в онтогенезе достигается вычленением лопастей U^2 и U^3, смещающихся на наружную сторону, и глубоким и сложным рассечением лопасти I. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,(U_2U_1)\,U^1U^2U^3 : (I_3I_1I_2I_4)\,D.$$

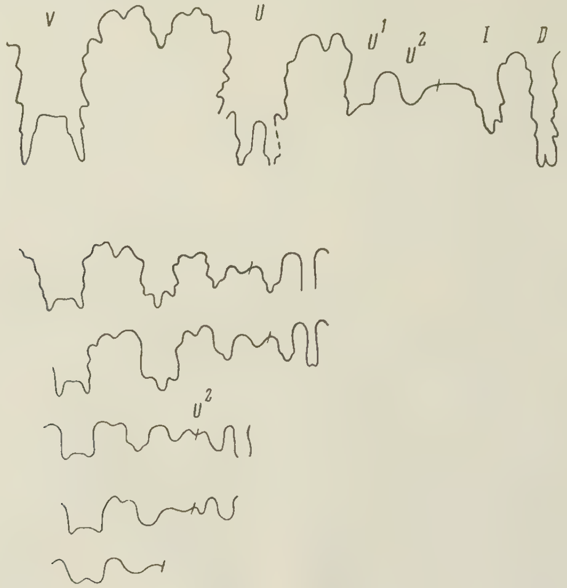


Рис. 3. Hildoceras bifrons Brug. Сев. Кавказ, р. Б. Шоана; средний тоар

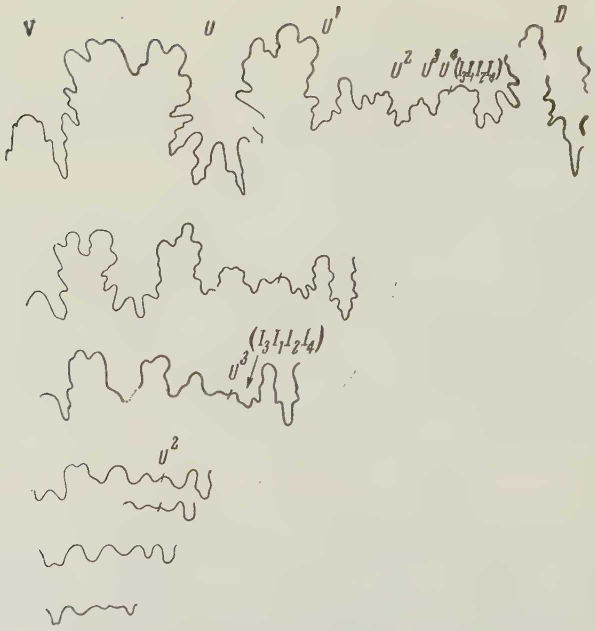


Рис. 4. Dumortieria ex gr. pseudoradiosa Br. Северный Кавказ, р. Кардоник; верхний тоар

Развитие лопастной линии в онтогенезе Tmetoceratidae и Bouleiceratidae неизвестно.

Из представителей семейства Hammatoceratidae нами изучен один представитель рода Hammatoceras из ааленских отложений Сев. Кавказа (рис. 5). Увеличение числа лопастей в онтогенезе этого вида происходит путем новообразования умбональных лопастей и полного рассечения лопасти I, т. е. в общем сходно с описанным выше для Dumortieria ex gr. pseudoradiosa Br. Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом и слабо рассечена по бокам. Умбональная лопасть трехветвистая, благодаря развитию пары зубцов, возникающих по бокам основания. Лопасти U^1, U^2 и другие слабо рассечены. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3 : U^4I_1I_2D.$$

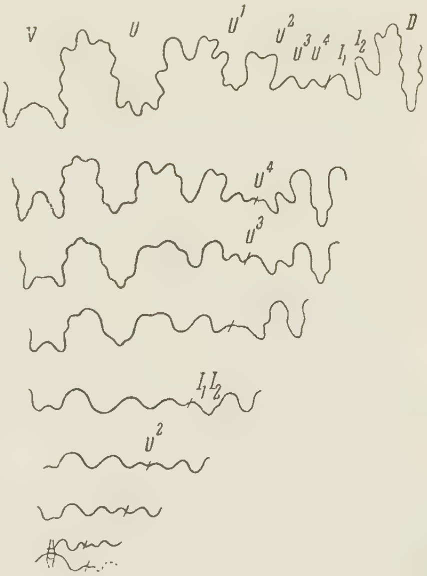


Рис. 5. Hammatoceras sp. Сев. Кавказ р. Баксан; аален

Из представителей семейства Graphoceratidae нами наблюдалось онтогенетическое развитие лопастной линии Leioceras ex gr. sinon Bayle (рис. 6), которое характеризуется следующими особенностями: 1) Увеличение числа лопастей происходит исключительно путем вычленения умбональных лопастей. При этом лопасти U^2 и U^3 смещаются на наружную сторону, U^4 — на внутреннюю; U^5 сохраняет, по видимому, пришовное положение, и последующие лопасти возникают из седла, расположенного кнаружи от U^5. 2) Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом и слабо рассечена по бокам. Умбональные лопасти U, U^1, U^2 трехзубчатые в основании. Седла расчленяются одновременно с лопастями. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1U^2U^3U^6 \ldots :$$
$$: U^5U^4ID.$$

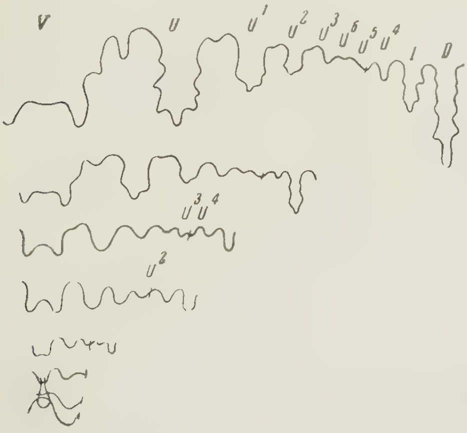


Рис. 6. Leioceras ex gr. sinon Bayle. Сев. Кавказ, р. Баксан; верхний аален

Другой представитель этого семейства — Dorsetensia eduardiana Buckm., онтогенез которого изучен Шиндевольфом (16, фиг. 1), показывает тот же самый характер развития лопастной линии. Онтогенетическое развитие лопастной линии Sonniniidae и Clydoniceratidae неизвестно.

Заканчивая обзор онтогенетического развития лопастной линии у Hildocerataceae, следует подчеркнуть, что в рассматриваемом надсемействе объединены две группы аммонитов, резко отличающиеся по строению лопастной линии. Первая из них по строению лопастной линии близка к Psilocerataceae и Eoderocerataceae. Сходство проявляется в двузубчатом окончании лопасти D, признаке весьма важном, и в способе увеличения числа лопастей. К этой группе относится род Hildoceras. У представителей второй группы, впервые среди аммонитид возникает однозубчатое окончание дорсальной лопасти. По способу увеличения числа лопастей эта группа показывает значительное разнообразие. Наряду с комбинированным способом, при котором возникают немногочисленные умбональные лопасти, смещающиеся на наружную сторону, а внутренняя боковая лопасть испытывает глубокое, иногда полное рассечение, здесь наблюдается образование многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и на внутреннюю сторону. Ко второй группе принадлежат Dumortieria, Hammatoceras, Leioceras и Dorsetensia.

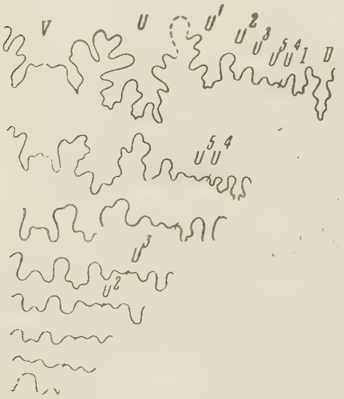


Рис. 7. Lissoceras psilodiscus Schloenb. Дагестан, сел. Ахвахштаб; нижний бат

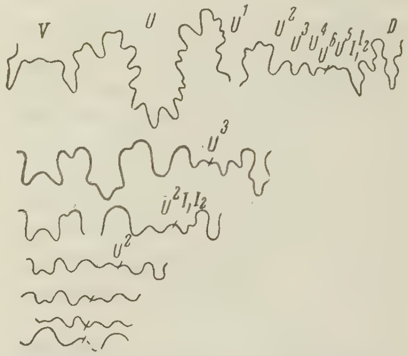


Рис. 8. Oppelia ex gr. subradiata Sow. Дагестан, сел. Цур-махи; верхний байос

Надсемейство Haplocerataceae, согласно представлениям Аркелла (10, см. филогенетическую схему), имеет полифилетическое происхождение и объединяет два ствола — семейства Haploceratidae и Oppeliidae. Haploceratidae происходят, по мнению Аркелла, частью от филлоцератин, частью от Hildocerataceae. Oppeliidae происходят, по-видимому, от Hildocerataceae и неоднократно пополняются за счет дериватов Haploceratidae. В свою очередь, с Oppeliidae тесно связаны Strigoceratidae и ряд семейств, развивающихся в верхнеюрское время. Нами изучено онтогенетическое развитие Lissoceras psilodiscus Schloenb. и Oppelia ex gr. subradiata Sow., а также использованы данные Шиндевольфа по развитию Oxycerites aspidoides Opp. (17, фиг. 26). В онтогенетическом развитии Lissoceras psilodiscus Schloenb. (рис. 7) наблюдается: 1) Увеличение числа лопастей путем новообразования многочисленных умбональных лопастей. 2) Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом. На лопастях U и U^1 первоначально возникает по паре зубцов по бокам основания. Однако интенсивное развитие получают лишь наружные зубцы, в связи с чем лопасти приобретают асимметричное двуветвистое окончание. Седла расчленяются одновременно и независимо от лопастей. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2U^3U^5 \dots : U^4ID.$$

Онтогенетическое развитие лопастной линии Oppelia ex gr. subradiata Sow. (рис. 8) существенно отличается от вышеописанного тем, что, кроме образования многочисленных лопастей U, испытывает полное рассечение внутренняя боковая лопасть. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^6 \dots : U^5I_1I_2D.$$

У Oxycerites aspidoides Opp. (17, фиг. 26) внутренняя боковая лопасть полностью не расчленяется, и развитие лопастной линии близко в общих чертах к описанному для Lissoceras psilodiscus Schloenb. Формула лопастной линии, вытекающая из рисунка Шиндевольфа:

$$(V_1V_1)\,UU^1U^2U^3U^5 : U^4ID.$$

Для рассмотренных Haploceratacеае характерны в общем сходная последовательность вычленения умбональных лопастей и однозубчатое окончание дорсальной лопасти. Оба этих признака, а также самостоятельное расчленение генетических седел указывают скорее всего на связь их с Hildoceratacеае (Graphoceratidae) и резко отличают от Phylloceratina. Поэтому взгляды Аркелла на происхождение от них части Haploceratidae вызывают сомнение. Для суждения о полифилетическом происхождении Oppeliidae от Haploceratidae материала недостаточно.

Онтогенетическое развитие лопастной линии двух последних надсемейств юрских аммонитин — Stephanoceratacеае и Perisphinctacеае — изучено значительно полнее, благодаря работам О. Шиндевольфа и Г. Вестерманна. Надсемейство Stephanoceratacеае, согласно последней сводке Вестерманна (21), объединяет семейства Stephanoceratidae, Otoitidae, Tulitidae, Macrocephalitidae, Cardioceratidae и Kosmoceratidae. Наиболее древние представители семейства Stephanoceratidae, онтогенез которых изучен — Germanites parvus Mascke (17, фиг. 30) и Normannites sp. (16, фиг. 2; 18, фиг. 4) из нижнего байоса Западной Германии — характеризуются тем, что увеличение числа лопастей в онтогенезе достигается полным рассечением внутренней боковой лопасти. При этом вначале возникает крупный быстро обособляющийся зубец в верхней части внутренней стенки лопасти I, а затем второй зубец в основании ее внешней стенки. Развитие этих зубцов приводит к образованию самостоятельных лопастей I^1 и I_2. Из седла I_2/I_1 в дальнейшем вычленяются еще многочисленные мелкие лопасти, симметрично располагающиеся около шва. Формула лопастной линии может быть представлена следующим образом:

$$(V_1V_1)\,UU^1I_2I_1^2I_1^3 \; \ldots : \ldots \; I_1^3I_1^2I_1I^1D.$$

У более молодого представителя семейства — Polyplectites ex gr. extinctus Qu. из верхнего байоса (доггер эпсилон) Германии, онтогенез которого изучен Шиндевольфом (16, фиг. 9), лопасть I^1 закладывается более высоко. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1I_2 : I_1I^1D.$$

У верхнеюрских представителей Stephanoceratacеае (семейства Macrocephalitidae, Cardioceratidae и Kosmoceratidae) по данным Шиндевольфа (16) и Вестерманна (21) процесс смещения лопасти I^1, возникающей у ранних Stephanoceratacеае на боковой стенке лопасти I, в вершину седла I/D заканчивается[3].

Формирование второй внутренней боковой лопасти (I^1) одновременно со Stephanoceratidae более ускоренно происходит внутри семейства Otoitidae. Sphaeroceras ex gr. brongniarti Sow. из кровли нижнебайосских отложений Дагестана (рис. 9) показывает очень раннее заложение лопасти I^1 в вершине седла I/D. Наряду с этим происходит рассечение лопасти I и вычленение новой лопасти U^2 из седла U/I. Формула лопастной линии [4]:

---

[3] Заложение второй внутренней боковой лопасти Шиндевольфом и его последователями обозначается термином гетерохронное развитие лопастной линии. Этот термин, проистекающий из формального, не генетического обозначения элементов лопастной линии по их положению на раковине взрослой особи, представляется неприемлемым, так как никакой гетерохронии в образовании лопастей здесь не наблюдается. Индексом U Шиндевольф обозначает различные генетически элементы — либо первую, либо вторую внутреннюю боковую лопасть, что, естественно, может приводить лишь к путанице.

$$(V_1V_1)\,UU^1U^2I_2 \;\ldots\; : \;\ldots\; I_1I^1D.$$

Семейство Tulitidae, рассматриваемое обычно в составе Stephanocerataceae, показывает на примере Bullatimorphites hannoveranus Roem. (21, фиг. 4) иной тип развития лопастной линии в онтогенезе. В противоположность большинству стефаноцератацей крупного зубца на внутренней стенке лопасти I или лопасти I^1 не возникает, а увеличение числа лопастей достигается вычленением двух умбональных лопастей U^2 и U^3. Этот тип развития лопастной линии резко противоположен типу развития большинства Stephanocerataceae, для которых характерно возникновение второй внутренней боковой лопасти, что ставит под сомнение принадлежность тулитид к рассматриваемому надсемейству. Следует также отметить, что процесс образования второй внутренней боковой лопасти из зубца, закладывающегося на внутренней стенке лопасти I, мог идти параллельно и с разной скоростью у разных ветвей Stephanocerataceae, что видно из сравнения Stephanoceratidae и Otoitidae.

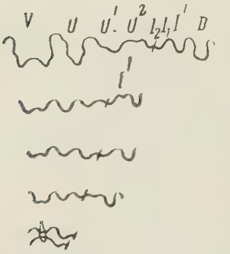


Рис. 9. Sphaeroceras ex gr. brongniarti Sow. Дагестан, сел. Гигатли-Урух; кровля нижнего байоса

Надсемейство Perisphinctaceae объединяет семейства Perisphinctidae, Parkinsoniidae, Morphoceratidae, Aspidoceratidae и Berriasellidae. Наиболее древние Perisphinctidae — подсемейство Leptosphinctinae — появляются в нижнем байосе и достигают своего расцвета в начале верхнего байоса, давая начало различным ветвям Parkinsoniidae (Strenoceras, Garantiana и Parkinsonia) и перисфинктид. Развитие лопастной линии Leptosphinctinae изучено нами на примере Caumontisphinctes aff. nodatus Buckm. и Prorsisphinctes ultimum Kakh. et Zess. (рис. 10 и 11) и характеризуется рассечением внутренней боковой лопасти на три доли, путем развития пары зубцов, возникающих по бокам ее основания [5]. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1I_2 \;\ldots\; : \;\ldots\; I_1I_2D$$

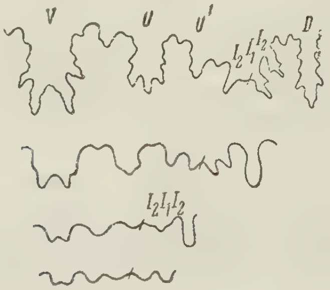


Рис. 10. Caumontisphinctes aff. nodatus Buckm. Дагестан, сел. Датуна; верхний байос

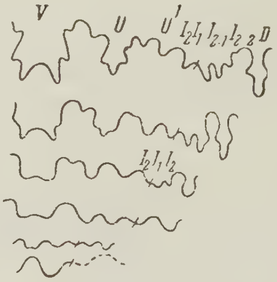


Рис. 11. Prorsisphinctes ultimum Kakh. et Zess. Сев. Кавказ, р. Кубань; верхний байос

---

[4] Сходный тип онтогенетического развития лопастной линии демонстрировался А. А. Шевыревым в докладе на Всесоюзном палеонтологическом совещании 1959 г. для Cadoceras elatmae Nik. В этом случае возникает своеобразный гетерохронный параллелизм, связанный с выработкой сходной формы раковины.

[5] Наши наблюдения находятся в противоречии с рисунком Вестерманна (21, рис. 9) для Caumontisphinctes phaulus Buckm., на котором показано весьма своеобразное рассечение лопасти I, не наблюдающееся у близких групп ни Вестерманном, ни Шиндевольфом, что ставит под сомнение его достоверность.

Совершенно аналогичный тип рассечения лопастной линии наблюдается в онтогенезе Bigotites sp. (рис. 12), B. cf. tuberculatus Nic. (21, фиг. 14), Parkinsonia orbignyana Wetz. (рис. 13), P. acris Wetz. (21, фиг. 10). Развитие лопастной линии других потомков Leptosphinctinae, включаемых в семейство Parkinsoniidae — родов Strenoceras и Garantiana, по наблюдениям Шиндевольфа (18) и Вестерманна (21), характеризуется другими особенностями: лопасть I не испытывает глубокого рассечения, в то время как в шовной части возникают слабо развитые умбональные лопасти. Формулы лопастной линии:

Strenoceras subfurcatum Ziet.

$$— (V_1V_1)\,UU^1 \ldots : ID;$$

Garantiana garantiana d'Orb. и G. alticosta Wetz.

$$— (V_1V_1)\,UU^1U^2 : U^3ID.$$

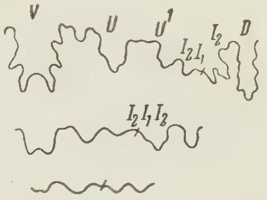


Рис. 12. Bigotites sp. Дагестан, сел. Кадар; верхний байос

Развернутые формы среднеюрских аммонитов, объединяемые в семейство Spiroceratidae, рассматриваемые Аркеллом (10) среди литоцератин, как уже показал Шиндевольф (18), по комплексу признаков должны сближаться с перисфинктацеями (род Strenoceras). Увеличение числа лопастей в онтогенезе Spiboceras bifurcati Qu. ((18, фиг. 2) не происходит, а по типу рассечения лопастей рассматриваемый вид ничего общего с литоцератинами не имеет.

От Leptosphinctinae, согласно существующим представлениям, происходят также более поздние перисфинктиды — подсемейства Zigzagiceratinae и Pseudoperisphinctinae, из которых последнее дает начало верхнеюрским Perisphinctinae. Онтогенетическое развитие лопастной линии Zigzagiceratinae изучено Шиндевольфом на примере Zigzagiceras euryodus Sctm. (18, фиг. 8) и характеризуется полным и последовательным рассечением внутренней боковой лопасти на три самостоятельные лопасти — $I_2I_{1\cdot1}$ и $I_{1\cdot2}$ и последующим образованием лопастей из седла $I_2/I_{1\,.\,1}$. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1I_2 \;\ldots : .\, I_{1\cdot1}I_{1\cdot2}D.$$

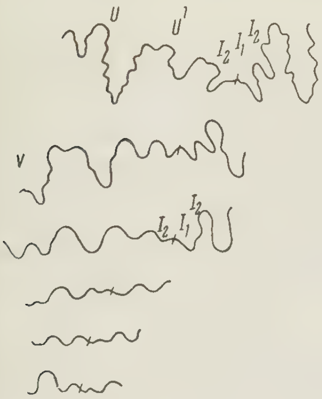


Рис. 13. Parkinsonia orbignyana Wetz. Дагестан, сел. Датуна; верхний байос

Аналогичным типом рассечения лопастной линии характеризуется и Pseudoperisphinctes rotundatus Roem. (16), формулу лопастной линии которого можно представить следующим образом:

$$(V_1V_1)\,UUI_2 : I_{1\cdot1}I_{1\cdot2}D.$$

Другой представитель подсемейства Pseudoperisphinctinae — Grossouvreia ex gr. orion Opp. из келловея Зап. Германии, характеризуется, судя по рисунку Шиндевольфа (18, фиг. 3), совершенно иным типом рассечения лопастной линии, при котором увеличение числа лопастей достигается образованием лопасти U^2 и ее последующим расчленением. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1U_1^2U_1^3 : U_1^3U_1^2ID.$$

В семействе Morphoceratidae онтогенетическое развитие лопастной линии изучено лишь у Morphoceras inflatum Qu. (18, фиг. 7), у которого увеличение числа лопастей происходит путем полного рассечения лопасти I на три самостоятельных лопасти и последующего вычленения лопастей в шовной части из седла I_2/I_1. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)\,UU^1I_2I_1^2I^3 : I_1^2I_1I^1D.$$

Заканчивая обзор данных по онтогенетическому развитию лопастной линии у среднеюрских Perisphinctaceae, следует отметить значительное разнообразие типов новообразования лопастей в онтогенезе. Наиболее древние перисфинктацеи характеризуются разделением внутренней боковой лопасти на три лопасти I_2, I_1, I_2. Этот тип, присущий Leptosphinctinae и ранним Parkinsonia, несколько модифицируется у более поздних Parkinsonia путем неодновременного рассечения лопасти I, причем позднее возникает зубец на ее внутренней стенке. Аналогичным образом усложняется строение лопастной линии у батских перисфинктид — Zigzagiceras, Pseudoperisphinctes и Morphoceras, у которых, кроме образования трех лопастей I_2, $I_{1\cdot1}$, $I_{1\cdot2}$ на поздних стадиях онтогенеза, происходит вычленение лопастей из седла $I_2/I_{1\cdot1}$.

Кроме этого основного для среднеюрских перисфинктацей типа усложнения лопастной линии, у верхнебайосских Strenoceras и Garantiana, происходящих, согласно существующим представлениям, от Leptosphinctinae, наблюдается увеличение числа лопастей путем новообразования умбональных лопастей из седла U^1/I; при этом лопасть I не испытывает глубокого рассечения. Сходным путем происходит усложнение лопастной линии и у келловейского рода Grossouvreia, у которого возникают многочисленные симметрично расположенные умбональные лопасти, в то время как лопасть I расчленяется очень слабо. Этот «гроссувридный» тип рассечения лопастной линии, судя по сообщению А. А. Шевырева на Всесоюзном палеонтологическом совещании, состоявшемся в мае 1959 г., наблюдается и у других верхнеюрских перисфинктацей.

Заключение

Наиболее древние Ammonitida — подотряд Phylloceratina — сохраняет еще многие особенности, присущие цератитидам. К ним в первую очередь относятся способ увеличения числа лопастей в онтогенезе путем вычленения в шовной области многочисленных умбональных лопастей, попеременно смещающихся на наружную и внутреннюю стороны, сохранение цельных генетических седел на всех стадиях онтогенеза, отсутствие зубцов по бокам вытянутой двузубчатой в основании дорсальной лопасти. Эти особенности развития лопастной линии филлоцератин определили их дальнейшую эволюцию, которая шла в направлении развития весьма сложной рассеченности умбональных лопастей и смещения из них зубцов вверх, чем достигалось рассечение морфологических седел.

К началу юрского периода от Phylloceratina обособляются, вероятно, независимо друг от друга, две группы, у которых рассечение седел начинается на ранних стадиях онтогенеза и становится независимым от рассечения лопастей. Параллельно этому внутри этих групп вырабатываются новые способы увеличения числа лопастей в онтогенезе.

В первой из этих групп — у представителей подотряда Lytoceratina — новообразования умбональных лопастей в онтогенезе не происходит, а увеличение числа лопастей достигается путем полного рассечения внутренней боковой лопасти на две самостоятельные лопасти I_1 и I_1. При возрастании инволютности раковины у отдельных групп литоцератин, в разное время и независимо друг от друга, наблюдается дальнейшее усложнение лопастной линии путем вычленения лопастей в шовной области из седла I_1/I_1. Путь происхождения литоцератин от филоцератин в настоящее время не изучен. Начиная с середины лейаса Lytoceratina представляли четко обособленную слабо дивергирующую группу, характеризующуюся двураздельным симметричным расчленением лопастей и седел и развитием воротников на раковине (1).

В отличие от Lytoceratina, вторая группа, происходящая в конце триаса — начале юры от филлоцератин и объединяющая надсемейства Psiloceratаceae, Eoderocerataceae и часть родов, включаемых Аркеллом в надсемейство Hildocerataceae[6], испытывает интенсивную дивергенцию, приводящую к развитию многочисленных родов нижнеюрских аммонитид, общим признаком которых является наследуемое от филлоцератин двузубчатое окончание дорсальной лопасти. Увеличение числа лопастей в онтогенезе у представителей этой группы достигается вычленением немногочисленных умбональных лопастей и иногда полным рассечением внутренней боковой лопасти. При этом одинаковые умбональные лопасти возникают, по-видимому, независимо у разных родов, в то время как рассечение внутренней боковой лопасти является более устойчивым признаком. Ранг этой группы, вероятно, соизмерим с рангом литоцератин, т. е. ее можно принять в качестве подотряда Ammonitina.

От Ammonitina происходит, по-видимому, в верхнем лейасе группа юрских аммонитид, характеризующаяся непарным окончанием дорсальной лопасти. Эта группа объединяет семейства Hammatoceratidae[7], Graphoceratidae, Sonniniidae, включаемые Аркеллом в надсемейство Hildocerataceae[8] (= Harpocerataceae), и подсемейство Grammoceratinae из Hildoceratidae. Исключение из нее типичного рода Hildoceras (так же, как и типичного рода синонима — Harpoceras) заставляет принять для этой группы новое название. Однако без производства сколько-нибудь полной ревизии этой группы введение нового названия вряд-ли целесообразно.

По способу усложнения лопастной линии в рассматриваемой группе можно выделить две ветви: семейство Graphoceratidae, у представителей которого возникают многочисленные умбональные лопасти, большая часть которых смещается на наружную сторону, в то время как внутренняя боковая лопасть испытывает лишь неглубокое рассечение, и семейство Hammatoceratidae (а также подсемейство Grammoceratinae), у представителей которого испытывает полное рассечение внутренняя боковая лопасть и возникают немногочисленные умбональные лопасти. От Graphoceratidae, по-видимому, происходят Haplocerataceae, обладающие сходным развитием лопастной линии. Hammatoceratidae дают начало надсемействам Stephanocerataceae и Perisphinctaceae, эволюция которых в среднеюрское время характеризуется прогрессирующим усложнением рассечения внутренней боковой лопасти. Надсемейства Haplocerataceae, Stephanocerataceae, Perisphinctaceae и группа, от которой они происходят[9], возможно рассматривать как четвертый подотряд — Stephanoceratina.

Предложенная схема взаимоотношений крупных групп внутри Ammonitida отнюдь не претендует на значение филогенетической системы, а является лишь рабочей гипотезой, требующей во многих своих частях детализацию и уточнения. Опыт предшествующих систематических построений для юрских Ammonitida, основанных на изучении лопастной линии (15, 20, и др.), показывает, что без изучения конкретных связей между группами, без рассмотрения эволюции конкретных групп, такая система не может быть принята. Как ближайшую задачу разработки систематики юрских Ammonitida следует считать изучение филогенеза нижнеюрских представителей этого отряда.

---

[6] Надсемейства Psiloceratасеае, Eoderocerataceae и Hildocerataceae не представляют собой, как показывает строение лопастных линий, естественно ограниченных, генетических групп и требуют ревизии, далеко выходящей за рамки этой статьи.

[7] Подсемейство Phymatoceratinae должно быть исключено из семейства Hammatoceratidae, так как дорсальная лопасть его представителей оканчивается двумя зубцами.

[8] Положение сем. Bouleiceratidae неясно. Семейство Tmetoceratidae и подсемейства Hildoceratinae и Harpoceratinae из Hildoceratidae на основании двураздельного окончания дорсальной лопасти должны быть отнесены к Psiloceratina.

[9] Эта группа, по-видимому, представляет собой самостоятельное надсемейство в составе семейств Hammatoceratidae, Graphoceratidae, Sonniniidae и Clydoniceratidae (?).

В заключение считаю своим долгом принести глубокую признательность В. Е. Руженцеву, внимательно просмотревшему рукопись и сделавшему ряд ценных указаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безносов Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Phylloceratina и Lytoceratina. Гостоптехиздат, Л., 1958.
2. Безносов Н. В. Развитие лопастной линии у представителей подотряда Phylloceratina. Изв. высш. учебн. заведений. Геол. и разведка, № 11, стр. 34—40, 1958.
3. Друщиц И. А. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (Литоцератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд. Моск. ун-та, 1956.
4. Михайлова И. А. О систематике семейств Parahoplitidae Spath и Deshayesitidae Stojanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол., геогр., № 3, стр. 173—182, 1957.
5. Михайлова И. А. Дегезитиды из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. Материалы к основам палеонтологии, вып. 2, стр. 21—29, 1958.
6. Михайлова И. А. Некоторые данные о роде Acanthohoplites Sinzow и Hypacathoplites Spath. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол., геогр., № 1, стр. 101—108, 1958.
7. Руженцев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, стр. 675—706, 1946.
8. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. XX, стр. 183—198, 1949.
9. Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. XXXII, вып. 2, стр. 49—64, 1957.
10. Arkell W. J. A Classification of the Jurassic Ammonites. J. Paleontol., vol. 24, No. 3, p. 354—364, 1950.
11. Arkell W. J. Treatise on Invertebrate Paleontology, p. L. Meriden, Connecticut, 1957.
12. Branco W. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der fossilien Cephalopoden. Palaeontegraphica, Bd. 26, S. 15—50, 1879—1880.
13. Dietz A. Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias. Neues Jahrb. Mineral, Geol. und Paläontol. B., Bd. 47, S. 381, 1923.
14. Knapp A. Ueber die Entwicklung von Oxynoticeras oxynotum Qu. Geol. und Paläontol. Abhandl., N. F. Bd. 8 (12), H. 4, 1908.
15. Salfeld H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura und Kreide Ammoniten. Nachr. d. k. Gesellschaft Wissenschaften, Göttingen, Math. phys. Kl., H. 3, 1919.
16. Schindewolf O. H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. Cbl. für Mineral., Geol. und Paläontol. Bd. 24, S. 337—350, 359—370, 1923.
17. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 115, 1929.
18. Schindewolf O. H. Ueber Strenoceras und andere Dogger-Ammoniten. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl. Bd. 3, S. 119—130, 1953.
19. Spath L. F. On the development of Tragophylloceras loscombi (J. Schwerby). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 70, p. 337, 1914.
20. Wedekind R. Ueber Lobus, Suturallobus und Inzision. Cbl. für Mineral., Geol. und Paläontol., Bd. 8, S. 185—196, 1916.
21. Westermann G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., Bd. 103, H. 1/2, 1956.

Всесоюзный научно-исследовательский
ин-т природного газа

Статья поступила в редакцию
2 VI 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Т. В. ПРОНИНА

НОВЫЕ ВИДЫ ФОРАМИНИФЕР ИЗ НИЖНЕЖИВЕТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

Нижнеживетские отложения, к основанию которых приурочены месторождения бокситов, имеют широкое распространение в пределах восточного и западного склонов среднего и западного склона Южного Урала. Однако до сего времени мы имеем очень скудные данные о составе комплексов фораминифер, характеризующих эти отложения в отдельных разрезах, что затрудняет сопоставление между собой разрезов в удаленных районах, а также уточнение стратиграфического положения упомянутых месторождений боксита.

Настоящая работа имеет цель дать монографическое описание наиболее характерных (руководящих) видов фораминифер из нижнеживетских (слои с Conchidiella) отложений, развитых в бокситоносных районах Южного (Южно-Уральский бокситоносный район) и Среднего Урала (Туринский и Нижне-Сергинский районы).

Материалом для статьи послужили коллекции образцов и шлифов, собранных лично автором, а также коллекции, представленные в распоряжение автора другими геологами. Особенно интересной явилась коллекция И. А. Брейвель, собранная на Московском месторождении бокситов, расположенном в Туринском районе Свердловской области.

Изучение фораминифер производилось в прозрачных шлифах, которых изучено около 3000 штук; при этом было встречено свыше 100 форм, пригодных для монографического описания. Однако в настоящей статье описываются только наиболее характерные формы, обладающие четкими диагностическими признаками.

Нижнеживетские отложения или надбокситовые слои на Мостовском месторождении слагаются известняками темно-серого, светло-серого, серого цветов, иногда пятнистыми; участками известняки доломитизированные или глинистые, пелитоморфной или органогенно-шламовой структуры.

Все разновидности известняков богаты фауной кораллов и брахиопод, из которых наиболее характерными являются: Thamnopora parva Yanet, Favosites goldfussi d'Orb., Cladopora cylindricellularis Dub., Cyclochaetetes inflatus Lec., Lythophyllum corneolum Wdkd. et Volbr., Compophyllum soetenicum Schluter., Tryplasma devoniana Soshk., Athyris subconcentrica Arch., Conchidiella colvata Khod. et Breiv., Conchidiella pseudobaschkirica Tschern. и др.

Наряду с макрофауной в известняках встречается богатая и разнообразная фауна фораминифер, а также спикулы губок, обломки ежей, членики криноидей, остракоды (часто), водоросли Girvanella и Lancicula (редко) и другие.

Наиболее характерными из фораминифер для данных отложений являются следующие: Vicinesphaera angulata Antr., Parathurammina graciosa sp. nov., P. aperturata sp. nov., P. cordata sp. nov., P. irregularis sp. nov., P. arguta sp. nov., P. marginara sp. nov., P. paulis E. Byk., Bisphaera aff. concavutas Vis., B. irregularis Bir., Irregularina karlensis Viss., Cribrosphaera aff. simplex Reitl., C. crassa sp. nov., C. novita sp. nov., Archaelagena borealia sp. nov., A. sp., Tuberporina gloriosa sp. nov., Erlandia elegans (Raus. et Reitl.), E. sp. и другие.

Из приведенных в списке форм ниже описаны только новые виды.

СЕМЕЙСТВО PARATHURAMMINIDAE E. BYKOVA, 1955

Род Parathurammina Suleimanov, 1945

Parathurammina: Сулейманов, 1945, стр. 132, рис. 3.

Тип рода — Parathurammina dagmarae Suleimanov, 1945; Южный Урал, район Тра-Тау; нижний карбон.

Диагноз. Раковина свободная, однокамерная, шарообразная или близкая к шарообразной. Поверхность ее покрыта радиально расположенными трубчатыми возвышениями. Стенка известковая, однослойная, пористая, темная, мелкозернистая. Апертуры многочисленные на концах трубчатых возвышений, иногда слабо выраженные.

Геологический возраст и географическое распространение. Широко распространена в силуре, девоне и карбоне Урала и многих других районах СССР.

Parathurammina graciosa Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1, 2

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/3, восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои (табл. I, фиг. 1).

Описание. Раковина очень маленькая, близкая к шарообразной, свободная, не прикрепленная, однокамерная. Поверхность раковины покрыта довольно частыми асимметрично расположенными шиповидными выростами.

Стенка раковины очень тонкая, известковая, состоит из двух слоев: наружного темного, в сечениях очень тонкого, и внутреннего — светлого, лучистого. Апертуры расположены на концах шиповидных выростов поверхности раковины.

Размеры, *мм*	Голотип	10 измеренных экз.
Наибольший диаметр раковины	0,165	0,090—0,270
Наименьший диаметр раковины	0,160	0,120—0,285
Общая толщина стенки	0,0067	0,004—0,067
Толщина темного слоя стенки	0,0023	0,0017—0,0023
Толщина светлого слоя стенки	0,0044	0,0023—0,0044
Высота шиповидных выростов	0,015—0,030	0,004—0,134
Поперечник шиповидных выростов	0,01	0,0075—0,01

Объяснение к таблице I

Фиг. 1—2. Parathurammina graciosa Pronina, sp. nov. (×60); 1 — голотип № 476/3, глуб. 150 *м*; 2 — экз. № 476/1, глуб. 15 *м*.

Фиг. 3. Parathurammina aperturata Pronina, sp. nov. (×60); голотип № 476/6, глуб. 11 *м*.

Фиг. 4. Parathurammina cordata Pronina, sp. nov. (×60); голотип № 476/7, глуб. 141 *м*.

Фиг. 5. Parathurammina arguta Pronina, sp. nov. (×60); голотип № 476/8, глуб. 141 *м*.

Фиг. 6. Parathurammina irregularis Pronina, sp. nov. (×60); голотип № 476/4, глуб. 123 *м*.

Фиг. 7. Parathurammina marginata Pronina, sp. nov. (×70); голотип № 476/9, глуб. 144 *м*.

Фиг. 8. Cribrosphaera crassa Pronina, sp. nov. (×70); голотип № 476/10, глуб. 112 *м*.

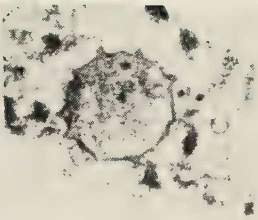
Фиг. 9. Cribrosphaera novita Pronina, sp. nov. (×70); голотип № 476/12, глуб. 142 *м*.

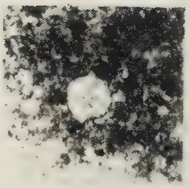
Фиг. 10, 11. Tuberporina gloriosa Pronina, sp. nov. (×150); 10 — голотип № 476/14, глуб. 150 *м*; 11 — экз. № 476/15, глуб. 146 *м*.

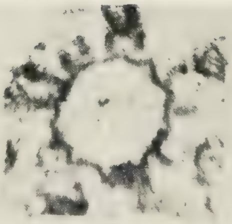
Фиг. 12. Archaelagena borealia Pronina, sp. nov. (×70); голотип № 476/19, глуб. 117 *м*.

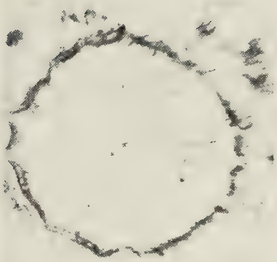
Все образцы происходят из отложений среднего девона, нижнеживетского подъяруса (конхидиелловые слои) Туринского района, скважины № 179.

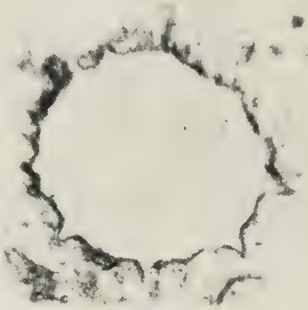
ТАБЛИЦА I

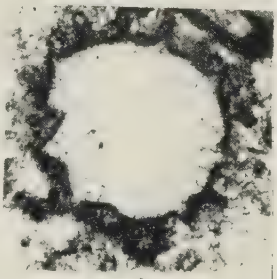

1

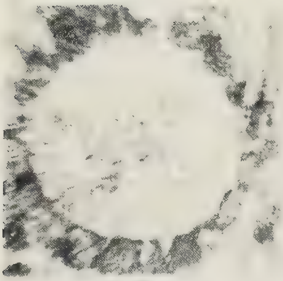

2

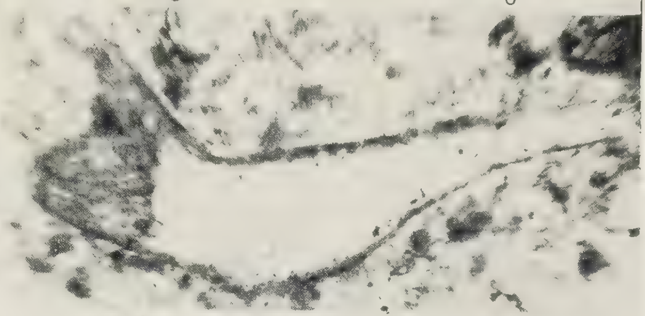

3

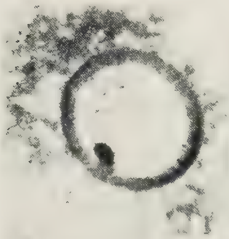

4

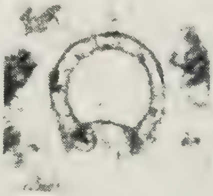

5

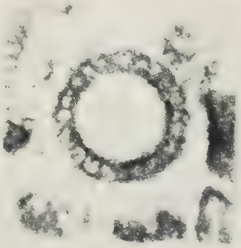

6

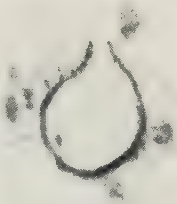

7


9


8


10


11


12

Сравнение. От Parathurammina dagmarae Suleim. описываемая форма отличается очень тонкой двуслойной стенкой раковины и более мелкими ее размерами.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области. Частая форма в нижнеживетском подъярусе (конхидиелловые слои) среднего девона.

Parathurammina aperturata Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 3

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/6; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина маленькая, шарообразная, свободная, не прикрепленная, однокамерная. Поверхность ее покрыта многочисленными шиповидными выростами, часто обломанными, не всегда сохранившимися. Стенка известковая, мелкозернистая, очень тонкая в разрезах. Апертуры расположены на концах шиповидных выростов поверхности раковины.

Размеры, *мм*	Голотип	9 измеренных экз.
Диаметр раковины	0,180	0,180—0,345
Толщина стенки	0,007	0,005—0,009
Высота шиповидных выростов	0,013—0,060	0,013—0,067
Поперечник шиповидных выростов	0,007	0,007—0,015

Сравнение. Parathurammina aperturata sp. nov. от всех известных в литературе форм отличается очень тонкой стенкой раковины, мелкими размерами и многочисленными длинными, сплошь покрывающими поверхность раковины шиповидными выростами.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Среднего Урала, Южный Урал; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Parathurammina cordata Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 4

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/7; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина относительно крупная, близкая к шарообразной, свободная, однокамерная. Поверхность ее покрыта короткими многочисленными шиповидными выростами, расположенными без видимой закономерности. Стенка раковины известковая, трехслойная. В составе стенки два темных слоя — наружный и внутренний — и средний светлый слой. Наружный и внутренний слои стенки раковины тонкие, одинаковые по толщине, средний — светлый слой — более толстый. Толщина стенки раковины обычно убывает в местах, близких к апертурным выростам; у основания последних средний светлый слой выклинивается, а темные слои сливаются между собою в один слой, так что апертурные выросты имеют однослойную темную стенку.

Размеры, *мм*	Голотип	4 измеренных экз.
Наибольший диаметр раковины	0,360	0,340—0,360
Наименьший диаметр раковины	0,345	0,330—0,345
Толщина стенки раковины	0,0157	0,0157
Толщина темного внутреннего слоя	0,0045	0,0045
Толщина внешнего слоя	0,0045	0,0045
Толщина светлого среднего слоя	0,0067	0,0067
Высота шиповидных выростов	0,015—0,022	0,015—0,045
Поперечник шиповидных выростов	0,015	0,015

Сравнение. Описываемая форма резко отличается от всех известных в литературе Parathuramminа типом строения стенки. От Parathurammina lipinae Antr. из фаменского яруса верхнего девона, имеющей трехслойную стенку, резко отличается типом строения стенки и общей конфигурацией раковины.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Parathurammina arguta Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 5

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/8; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина свободная, однокамерная, крупная, почти шарообразная. На поверхности ее наблюдаются многочисленные шиповидные выросты различной длины, расположенные без видимой закономерности. Стенка известковая, очень тонкая, состоит из двух слоев — внешнего темного тонкозернистого, очень тонкого в разрезе, и светлого внутреннего, не всегда сохранившегося. Устья многочисленные на концах шиповидных выростов.

Размеры, *мм*

	Голотип	3 измеренных экз.
Наибольший диаметр раковины	0,435	0,435—0,450
Наименьший диаметр раковины	0,345	0,345—0,405
Общая толщина стенки раковины	0,010	0,010
Толщина темного слоя	0,0070	0,0070
Толщина светлого слоя	0,0064	0,0064
Длина шиповидных выростов	0,067—0,013	0,013—0,060
Поперечник шиповидных выростов	0,015	0,015

Сравнение. От Parathurammina dagmarae Suleim. отличается двухслойным строением стенки раковины и большим количеством апертурных каналов.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Parathurammina irregularis Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 6

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/4; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые соли.

Описание. Раковина свободная, однокамерная, крупная, имеет неправильную форму, приближающуюся к шарообразной. Поверхность ее почти сплошь покрыта многочисленными шиповидными выростами, количество которых в сечении колеблется от 15 до 17. Стенка известковая, тонкая, темная, однородная, мелкозернистая. Устья многочисленные на концах шиповидных выростов.

Размеры, *мм*

	Голотип	3 измеренных экз.
Наибольший диаметр раковины	0,525	0,510—0,525
Наименьший диаметр раковины	0,420	0,405—0,420
Толщина стенки	0,007	0,007
Длина шиповидных выростов (преобладающая)	0,075	0,075
Диаметр устьевых канальцев	0,015—0,020	0,015—0,022

Сравнение. Parathurammina irregularis sp. nov. по своим крупным размерам близка к Parathurammina magna Antr., встреченной Е. В. Быковой (2) в чеславских слоях живетского яруса Башкирии, но существенно отличается от нее неправильно-шаровидной формой раковины и большим количеством шиповидных выростов.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Parathurammina marginara Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 7

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/9; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина свободная, почти правильно шарообразная, однокамерная, с неровной поверхностью. Стенка ее известковая, трехслойная, состоящая из среднего светлого, тонкого слоя и двух темных — внутреннего, очень тонкого в разрезе, и внешнего серого толстого мелкозернистого, состоящего из мелких зерен кальцита. Иногда во внешнем слое наблюдаются включения более крупных зерен кальцита. Толщина стенки не одинаковая. Апертуры многочисленные, округлые расположены на поверхности раковины, на концах апертурных каналов, проходящих через стенку.

Размеры, *мм*

	Голотип
Наибольший диаметр раковины	0,450
Наименьший диаметр раковины	0,430
Диаметр внутренней полости раковины	0,350
Средняя общая толщина стенки	0,087
Толщина среднего светлого слоя	0,0067
Толщина внутреннего темного слоя	0,0045
Толщина внешнего серого слоя	0,076—0,105
Диаметр апертурных каналов	0,0034

Размеры четырех измеренных экземпляров варьируют в тех же пределах, что и размеры голотипа с очень небольшими отклонениями в диаметре раковины.

Сравнение. Parathurammina marginara sp. nov. близка по толщине стенки к Parathurammina cushmani Suleim., но резко отличается от нее строением стенки, более правильной, шарообразной формой раковины и многочисленными апертурными каналами, пронизывающими стенку раковины.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Род Cribrosphaera Reitlinger, 1954

Cribrosphaera: Рейтлингер, 1954, стр. 65, табл. XVIII, фиг. 7, табл. XIX, фиг. 9, 10

Тип рода — Cribrosphaera simplex Reitlinger, 1954; девон района г. Котельнича.

Диагноз. Раковина неправильной формы: от шарообразной в более ранней стадии до овальной и угловато-овальной типа иррегулярин, бисфер во взрослой стадии. Раковина иррегуляринового строения имеет редкие неправильно расположенные устьевые горлышки. Стенка известковая, секреционная и грубопористая. Функции апертур, по-видимому, несут многочисленные крупные поры, пронизывающие стенку раковины.

Замечания. Этот род был впервые очень кратко описан из щигровских и семилукских слоев верхнего девона (3) и предположительно отнесен к фораминиферам. В настоящее время представители этого рода обнаружены в большом количестве не только в девонских, но и в силурийских образованиях, и позволяют сделать дополнение к диагнозу, установленному для этого рода Е. А. Рейтлингер.

Геологический возраст и географическое распространение. Силур и девон западного и восточного склона Урала; верхний девон восточной части Русской платформы.

Cribrosphaera crassa Pronia, sp. nov.

Табл. I, фиг. 8

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/10; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина однокамерная округлых очертаний. Стенка известковая, темная, тонкозернистая, пронизана многочисленными порами. Функции апертуры, по-видимому, несут многочисленные поры, наблюдаемые в стенке раковины.

Размеры, *мм*

	Голотип	7 измеренных экз.
Наибольший диаметр раковины	0,270	0,255 —0,390
Наименьший диаметр раковины	0,255	0,210 —0,345
Толщина стенки раковины	0,040	0,035 —0,045
Диаметр пор	0,0067	0,0045—0,0070
Расстояние между порами	0,016	0,0067—0,0089

Сравнение. Cribrosphaera crassa sp. nov. отличается от Cribrosphaera simplex Reitl. из франских отложений восточной части Русской платформы массивной стенкой раковины и более мелкой ее пористостью.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Cribrosphaera novita Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 9

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/12; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина неправильной формы иррегуляринового типа. Стенка известковая, темная, тонкозернистая, пронизана многочисленными порами. Функции апертуры несут многочисленные поры и редкие устьевые горлышки, расположенные без видимой закономерности на выступах поверхности раковины.

Размеры, *мм*

	Голотип	10 измеренных экз.
Длина раковины	1,080	0,725—1,080
Толщина раковины	0,075—0,315	0,075—0,525
Толщина стенки	0,022	0,015—0,022
Диаметр пор	0,01	0,01
Расстояние между порами	0,02	0,02
Ширина устьевых горлышек	0,015—0,060	0,015—0,060

Сравнение. Cribrosphaera novita sp. nov. резко отличается от известных в литературе форм наличием устьевых горлышек, расположенных без видимой закономерности на выступах раковины, и крупными ее размерами.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской обл., Южный Урал; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

СЕМЕЙСТВО PARATHURAMMINIDAE BYKOVA, 1955

Род Tubeporina Pronina, gen. nov.

Тип рода — Tubeporina gloriosa Pronina, sp. nov.; Восточный склон Урала; живетский ярус (конхидиелловые слои).

Диагноз. Раковина однокамерная, прикрепляющаяся к твердому субстрату при помощи базального диска. Камера полусферической формы с варьирующими по размерам дисками прикрепления, в описанных разрезах имеющих вид слабо или сильно изогнутой дуги.

Стенка известковая толстая, трехслойная с крупными порами. Функции апертуры, по-видимому, несут многочисленные поры, наблюдаемые в стенке раковины.

Сравнение. По строению раковина имеет большое сходство с представителями рода Tuberitina Galloway et Harlton (5) из верхнего карбона, которые прикрепляются к твердому субстрату при помощи базального диска.

Tubeporina gen. nov. отличаются от Tuberitina очень толстой трехслойной крупнопористой стенкой.

Геологический возраст и географическое распространение. Туринский район восточного склона Среднего Урала; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

Tubeporina gloriosa Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 10, 11

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/14; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои (табл. I, фиг. 10).

Описание. Раковина однокамерная, прикрепляется к твердому субстрату при помощи базального диска, над которым возвышается вздутая камера. Форма раковины полушаровидная с известковистой толстой трехслойной крупнопористой стенкой. Базальная пластина — диск в аксиальных разрезах имеет вид слабо или сильно (в зависимости от субстрата) изогнутой дуги. Функции апертуры, по-видимому, несут многочисленные поры, наблюдаемые в стенке раковины.

Размеры, *мм*

	Голотип	26 измеренных экз.
Высота раковины	0,105	0,090—0,135
Диаметр раковины	0,135	0,090—0,180
Высота внутренней полости камеры	0,105	0,060—0,120
Диаметр внутренней полости камеры	0,097	0,055—0,110
Толщина стенки раковины	0,022	0,015—0,028
Толщина внешнего темного слоя стенки	0,007	0,004—0,007
Толщина внутреннего темного слоя стенки	0,007	0,003—0,007
Толщина среднего слоя стенки	0,008	0,008—0,014
Диаметр пор	0,007	0,0067—0,007
Расстояние между порами	0,013	0,008—0,015
Размер диска	0,075	—

Местонахождение и геологический возраст. Tubeporina gloriosa sp. nov. очень часто встречается. 80 экземпляров хорошей сохранности этой формы были встречены в известняках нижнеживетского подъяруса (конхидиелловые слои) среднего девона, вскрытых скважиной № 179 в Туринском районе восточного склона Урала. Часты эти формы и в одновозрастных отложениях ряда пунктов западного склона Среднего и Южного Урала. Данная форма, по нашему мнению, является руководящей для нижнеживетского подъяруса (конхидиелловые слои) среднего девона Урала.

РОД ARCHAELAGENA HOWCHIN, 1888

Archaelagena: Howchin, 1888, стр. 539, табл. 8.

Тип рода — Lagena howchiniana Brady, 1876.

Диагноз. Раковина свободная, бутылкообразной формы. Поверхность гладкая. Стенка известковая. Устье конечное простое.

Геологический возраст и географическое распространение. Широко распространены в силуре и девоне Урала и в восточной части Русской платформы.

Archaelagena borealia Pronina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 12

Голотип — музей Уральского геологического управления, № 476/19; восточный склон Среднего Урала, Туринский район; средний девон, нижнеживетский подъярус, конхидиелловые слои.

Описание. Раковина свободная, сферической формы, с ровной внешней поверхностью и с несколько оттянутой частью, прилегающей к апертуре. Стенка темная, известковая, тонкозернистая. Толщина ее равномерная, кроме области близ апертуры, где она несколько меньше. Апертура округлая, располагающаяся на вершине оттянутой части раковины.

Размеры, *мм*

	Голотип	6 измеренных экв.
Высота раковины	0,270	0,135—0,285
Наибольшая толщина	0,210	0,090—0,240
Толщина стенки	0,0134—0,0197	0,007—0,0197
Толщина стенки в области апертуры	0,007	0,003—0,007
Диаметр апертурных каналов	0,0201	0,015—0,045

Сравнение. Archaelagena borealia sp. nov. ближе всего стоит к Archaelagena sheshmae (Antr.), описанной им из франского яруса верхнего девона, но резко отличается от нее более сферической формой раковины, простой формой апертуры и не утолщением, а уменьшением толщины стенки раковины вблизи апертуры.

Местонахождение и геологический возраст. Туринский и Нижне-Сергинский районы Свердловской области; нижнеживетский подъярус (конхидиелловые слои) среднего девона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антропов И. А. Новые виды фораминифер верхнего девона некоторых районов востока Русской платформы. Изв. Казанск. фил. АН СССР. Геол. ин-т, № 1, 1950.
2. Быкова Е. В. Фораминиферы и радиолярии девона Волго-Уральской области и центрального девонского поля и их значение для стратиграфии. Труды. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, нов. сер., вып. 87, 1955.
3. Рейтлингер Е. А. Девонские фораминиферы некоторых районов восточной части Русской платформы. Палеонтол. сб., вып. 1, 1954.
4. Сулейманов И. С. Новые виды из турнейского яруса Ишимбаевского нефтеносного района. Докл. АН СССР, т. 48, № 2, 1945.
5. Galloway J. J. and Harlton B. H. Some Pensylvanian Foraminifera of Eklahoma, with special reference to the genus Orobias. J. Paleontol., vol. 2, No 4, 1928.
6. Howchin W. Addition to the knowlege of the Carboniferous, Foraminifera, J. Roy. Microscop. Soc., 1889.

Уральское геологическое
управление

Статья поступила в редакцию
27 VII 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

И. С. СУЛЕЙМАНОВ

НОВЫЕ ВИДЫ АГГЛЮТИНИРОВАННЫХ ФОРАМИНИФЕР ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА СРЕДНЕЙ АЗИИ

Описываемые виды фораминифер впервые были выделены при микробиостратиграфическом анализе осадков нижнего турона Кызылкумов. Разрез верхнего мела упомянутого региона в общем виде представляется следующим.

Сеноман. Континентальная пестроокрашенная песчаноконгломератовая, свита с Platanus cunifolia Bronn. и др.

Песчано-глинистая, сероокрашенная свита с Exogyra trigeri Coq., Alectrionia dichotoma Bayle и др.

Турон. Сероокрашенная песчано-глинистая толща нижнего турона или микрофаунистическая зона paraguadryina inornata.

По данным скудных остатков моллюсков и по изменению систематического состава фораминифер в зоне paraguadryina inornata выделяется три комплекса видов агглютинированных фораминифер, каждый из которых характеризует последовательно сменяющие друг друга во времени горизонты, формировавшиеся в различных фациальных условиях.

Первый комплекс видов выделен в нижнем горизонте нижнего турона. Среди серых песчаников и алевритов наблюдаются прослои глин, содержащих раковины агглютинированных (холодолюбивых) фораминифер, представленных видами одного семейства Verneuilinidae; Gaudryina asiatica N. Bykova, Paragaudryina inornata Suleimanov, Paragaudryina inornata medius Suleim., subsp. nov., Paragaudryina ex gr. mollis (Cushman).

Перечисленные формы встречены и в вышележащих горизонтах; на границе нижнего и верхнего турона, они исчезают.

Второй комплекс видов выделен в осадках среднего горизонта, представленного зеленовато-серыми и серыми глинами, среди которых прослои песчаников и алевролитов занимают подчиненное положение. Среди скудных остатков пластинчатожаберных моллюсков Р. Ю. Музафаровой определены Inoceramus labiatus Schl., Placenticeran sp. и др.

Глинистые осадки способствовали развитию уже существующих к тому времени видов семейства Verneuilinidae и благоприятствовали появлению представителей других семейств агглютинированных фораминифер. В осадках этого горизонта обнаружены следующие виды агглютинированных фораминифер: Proteonina difflugiformis Brady; Proteonina sherborniana (Chapman); Saccammina scruposum Berthelen; Hyperamminoides sp. indet.; Reophax kysylcumensis Suleimanov; Reophax gissarensis Suleimanov; Reophax ex gr. horridus Schwager; Reophax sp. indet.; Haplophragmoides sibiricus Zaspelova; Haplophragmoides semiinvolutus Zasp.; Haplophragmoides curviseptus sp. nov.; Recurvoides kyngyrtauensis sp. nov.; Ammobaculites miser (N. Bykova); Ammobaculites ex gr. fontinensis (Terquem); Ammobaculites ex gr. agglutinans (Orb.); Trochammina ex gr. diagonis (Carsey); Trochammina valvulamminaeformis sp. nov.; Miliammina mjatliukae Dain; Gaudryina aff. filifirmis Berthelen; Gaudryina asiatica

N. Bykova; Paragaudryina inornata Suleimanov; Paragaudryina babaevi Suleimanov; Paragaudryina ex gr. mollis (Cushman); Paragaudryina inornata medius Suleimanov, subsp. nov.

Продолжительность существования второго комплекса, за исключением представителей семейства Verneuilinidae, ограничена периодом накопления осадков среднего горизонта нижнего турона. Сравнительно короткое геологическое время существования этого комплекса определяет его стратиграфическое значение. Слои, содержащие указанный выше комплекс видов, приобретают значение маркирующих.

Третий комплекс фораминифер выделен в осадках верхнего горизонта нижнего турона. Эта часть разреза характеризуется преобладанием песчаников и алевролитов, а глины занимают подчиненное значение. Для песчаников характерно присутствие обугленных остатков растительности, глауконита и редких раковин Liostrea oxiana Rom. (определение Р. Ф. Геккера). В глинах встречены раковины агглютинированных фораминифер, принадлежащих к сем. Verneuilinidae. Отсюда определены: Gaudryina asiatica N. Bykova; Paragaudryina babaevi Suleimanov; Paragaudryina inornata Suleim.; Paragaudryina inornata medius Suleim., subsp. nov; Paragaudryina ex gr. mollis (Cushman); Gaudryinella sp.

Верхний турон представлен в основании красноцветными песчаниками, сменяющимися выше сероцветными и пестроцветными глинами и алевритами с Inoceramus ex gr. lamarcki Park., Gaudrynella pseudoasiatica N. Byk., Clavulina sp.

В отложениях верхнего турона перечисленные выше формы верхнего горизонта нижнего турона не встречены.

Отложения сантона и кампана (I) представлены серыми глинами и песчаниками с нехарактерным комплексом видов агглютинированных фораминифер (Trochammina sp. indet.)

Выше залегают осадки верхнего кампана (1), представленные внизу серыми песчаниками, песчаными ракушняками, алевритовыми глинами с Anomalina (Brotzenella) taylorensis (Carsey); Stensiöina (?) sp. и др. (учбашская свита). Верхняя часть верхнего кампана, выделенная в ташкудкскую свиту (I), сложена серыми и темно-серыми глинами с многочисленными фораминиферами, среди которых встречены Reophax bucharensis Suleimanov; Trochammina adveniformis sp. nov.; Gubkinella asiatica Suleimanov; Anomalina (Brotzenella) taylorensis (Carsey); Textularia pitniakensis sp. nov.; Textularia amudariensis sp. nov.

Разрез заканчивается песчаниками маасрихта с Liostrea lehmanni Rom.

СЕМЕЙСТВО LITUOLIDAE

Род Haplophragmoides Cushman, 1910

Haplopragmoides curviseptus Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8

Голотип — ВНИГРИ, № 517—74; Кызылкумы, г. Кульджук-тау; нижний турон.

Описание. Раковина спирально-плоскостная, полуинволютная, лопастная, округлая в очертании, сильно сжатая с боков. Боковые стороны ее совершенно симметричны. Последний оборот состоит обычно из шести слабо выпуклых камер, имеющих форму, близкую к треугольной. У некоторых особей последняя камера нередко вздута относительно больше других. В центре обеих сторон раковины расположен углубленный пупок, в котором видна часть камер предыдущего оборота, не закрытых внутренними концами последних камер. Септальные швы отчетливые, слабо углубленные, в средней части имеют характерную извилину, обращенную выпуклостью вперед. Устье базальное, плохо различимо. Стенка раковины простая, состоит из зерен кварца и более редких зерен других устойчивых минералов, скрепленных нерастворимым в кислоте цементом.

Размеры, *мм*

Диаметр раковины	от 0,21 до 0,37
Толщина раковины	» 0,06 » 0,075

Изменчивость. Изменчива форма последней камеры и строение пупка. Последний у некоторых особей различим с трудом.

Сравнение. К характерным признакам этого вида нужно отнести своеобразную форму септальных швов и строение камер. Отдаленное сходство имеется с H. platus Loeblich из верхнего мела Техаса (7), от которого отличается строением швов и камер.

Местонахождение и геологический возраст. Ограниченное количество раковин этого вида нами встречено в среднем горизонте нижнего турона (слои с Inoceramus labiatus Schl.) ряда районов Кызылкумов (горы Кульджук-тау, Лау-Лау, Ташкудукская антиклиналь) и северной части Бухарской депрессии (колодец Сукайты, Мама-Джургата).

Род Recurvoides Earland, 1934

Recurvoides kyngyrtauensis Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 5

Голотип — ВНИГРИ, № 517—73; Кызылкумы, гора Кынгыр-тау; нижний турон.

Описание. Раковина вздутая, округлая или округло-овальная в очертании, с лопастным контуром. Ось спирали значительно перемещается в течение роста, благодаря чему раковина асимметрична (в то время как одна сторона инволютна, на другой стороне видны камеры предыдущего оборота). На инволютной стороне расположен маленький закрытый пупок. Камеры простые, выпуклые, от вздуто треугольной до шарообразной формы, постепенно возрастающие в размерах по мере роста. Оборотов 2, в последнем обороте до 6 камер. Септальные швы простые, почти радиальные и глубокие. Устье базальное, щелевидное, но плохо различимое. Стенка простая, состоит из однородных алевритовых зерен кварца, скрепленных нерастворимым цементом.

Размеры, *мм*

Большой диаметр раковины	от 0,15 до 0,25
Меньший диаметр раковины	» 0,12 » 0,20
Толщина	» 0,1 » 0,13

Сравнение. По своим основным признакам (значительное перемещение осей спирали, базальное устье) описываемый вид несомненно принадлежит к роду Recurvoides Earl. Из известных в литературе видов описываемая форма имеет наибольшее сходство с типом рода Recurvoides contortus Earland (Атлантический океан у о-ва ю. Георгия), от которого отличается мелкими размерами. Сходные виды R. laevigatum Hoglund, встреченный Хоглундом в заливе Скагерак Северного моря на глубине от 200 до 700 *м* (12) и R. gracilis N. Bykova, описанный Н. К. Быковой из сузакской свиты нижнего палеогена Ферганы (3), характеризуются расположением устья на септальной поверхности и менее асимметричными раковинами. Изменение базального устья в связи с его перемещением на септальную поверхность означает усложнение этого признака и, возможно, принадлежность этих двух более молодых видов к другой таксономической единице (роду или подроду).

Местонахождение и геологический возраст. Раковины этого вида встречены в среднем горизонте нижнего турона Кызылкумов совместно с Gaudryina asiatica N. Byk.; Paragaudryina inornata Suleim.; Haplophragmoides sibiricus Zaspelova.

СЕМЕЙСТВО TROCHAMMINIDAE

Род Trochammina Parker et Jons, 1860

Trochammina adveniformis Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 6, 7

Голотип — ВНИГРИ, № 517—69; Бухарская депрессия, г. Сарыташ; верхний сенон.

Описание. Раковина глобигериноподобная, мелкая, трохоидная, довольно сильно вздутая, состоит из трех оборотов. Первые два оборота маленькие, соответствующие примерно по своим размерам третьей камере последнего оборота. На спинной слегка уплощенной стороне последнего оборота видны четыре камеры, а на брюшной стороне три и часть четвертой камеры. Периферический край раковины слегка лопастной, а контур ее неправильно овальной формы. На спинной стороне высота камер примерно в два раза меньше их длины. Швы слабо углубленные, почти прямые. На брюшной стороне находится ясно заметное пупочное углубление. Устье базальное, щелевидное, расположено на брюшной стороне между пупком и периферическим краем, различимо с трудом. Поверхность раковины относительно гладкая. Стенка агглютинированная, состоит из неокрашенной и мелкозернистой массы зерен устойчивого минерала, цементирующей отдельные, относительно крупные зерна кварца. Вследствие пиритизации ядер раковин, структуру стенки в шлифах изучить не удалось. Тщательное изучение обломков раковины показало, что стенка однослойная, от действия соляной кислоты не разрушается.

Размеры, *мм*

Наибольший диаметр раковины	от 0,15 до 0,29
Наименьший диаметр раковины	» 0,14 » 0,19
Толщина	» 0,10 » 0,20
Отношение толщины раковины к большему диаметру	» 0,68 » 0,73

Изменчивость. Вид довольно постоянен в своих основных признаках. Небольшие колебания наблюдаются лишь в размерах. Число ра-

---

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. Textularia pitniakensis Suleimanov, sp. nov., голотип: 1а — вид сбоку (×16); 1б — вид со стороны устья (×16); 1в — деталь стенки (×120); низовье Аму-Дарьи, Ичкиджар; верхний кампан: *г* — глобигерина; *с.ш* — септальный шов; *к* — кристаллы; *ц* — цемент.

Фиг. 2. Textularia amudariensis Suleimanov, sp. nov., голотип: 2а — вид сбоку (×50); 2б — вид со стороны устья; низовье Аму-Дарьи, Питняк; верхний кампан.

Фиг. 3. Paragaudryina inornata medius Suleimanov, subsp. nov., голотип (×100): 3а — вид сбоку; 3б — вид со стороны устья; Кызылкумы, горы Алтынтау; нижний турон.

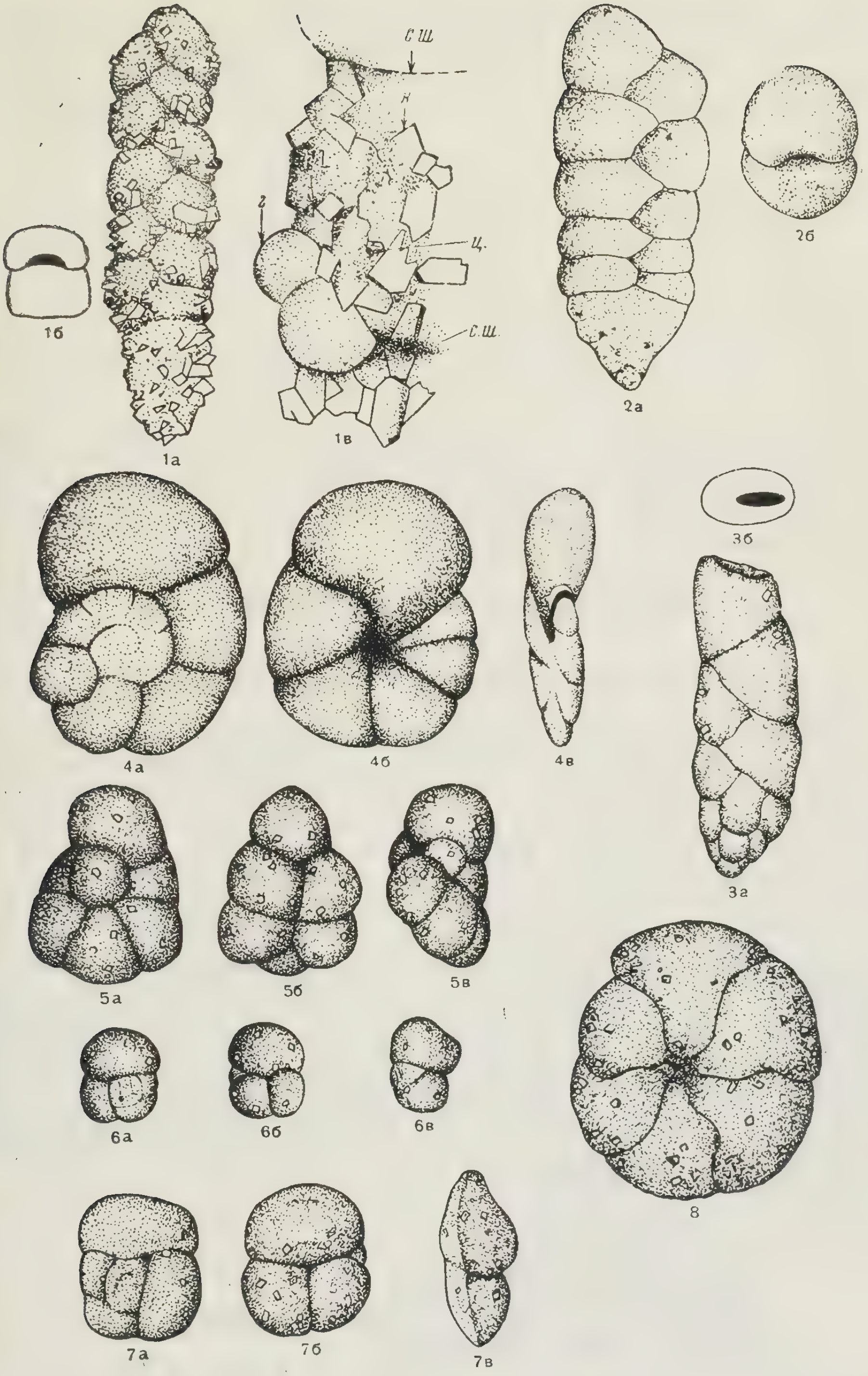
Фиг. 4. Trochammina valvulamminaeformis Suleimanov, sp. nov., голотип (×100): 4а, б — вид сбоку; 4в — вид со стороны устья; Кызылкумы, массив Тюлянташ; нижний турон.

Фиг. 5. Recurvoides kyngyrtauensis Suleimanov, sp. nov., голотип (×100): 5а, б — вид сбоку; 5в — вид со стороны устья; Кызылкумы, гора Кульджук-тау; нижний турон.

Фиг. 6, 7. Trochammina adveniformis Suleimanov, sp. nov. (×50); голотип: 6а, б — вид сбоку; 6в — вид со стороны устья; Бухарская депрессия, гора Сарыташ; верхний сенон; паратип: 7а, б — вид сбоку, 7в — вид со стороны устья; низовье Аму-Дарьи, структура Кыз-кала; верхний кампан.

Фиг. 8. Haplophragmoides curviseptus Suleimanov, sp. nov., голотип (×100); вид сбоку; Кызылкумы, гора Кульджук-тау; нижний турон.

ТАБЛИЦА II



ковин в отдельных слоях довольно значительное. В ограниченном числе экземпляров встречаются сжатые по оси «глобороталиевидные» раковины (табл. II, фиг. 7), отличающиеся часто более крупными размерами. Появление их может объясняться либо индивидуальной изменчивостью, либо даже деформацией раковин (их сжатие по оси) в процессе фоссилизации.

Сравнение. Экземпляры из нашей коллекции имеют наибольшее сходство с представителями вида T. advena Cushman, обнаруженными Н. Н. Субботиной (9) в осадках эльбурганского горизонта Северо-Западного Кавказа. От упомянутого вида описываемый вид отличается меньшими размерами раковин (в два раза), мелкозернистой структурой стенки и относительно гладкой поверхностью (у T. advena Cushman стенка грубозернистая и шероховатая).

От современного вида T. globulosa, описанной Кешмэном из Атлантического океана, T. adveniformis sp. nov. отличается очень мелкими размерами.

Распространение и геологический возраст. Раковины этого вида довольно часто наблюдаются в верхнем кампане юго-западных Кызылкумов (Ташкудукская и Гаждинская антиклинали) и в верхнем сеноне северной части Бухарской депрессии (Караулбазарская группа структур — Сарыташ, Джаркак).

Trochammina valvulamminaeformis Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4

Голотип — ВНИГРИ, № 517—72: Кызылкумы, массив Тюлянташ; нижний турон.

Описание. Раковина округло-овальной формы с эволютной уплощенной спинной стороной и полуэволютной более или менее выпуклой брюшной. Периферия раковины лопастная без киля. Камеры отчетливые, постепенно увеличивающиеся в размерах; на спинной стороне они слабо выпуклые, четырехугольной формы; на брюшной стороне выпуклость камер большая, камеры неправильной треугольной формы, причем их концы не достигают центра пупка. Последняя камера большая и раздутая, в полтора-два раза превышающая размеры предыдущей камеры и сравнительно толстая. Число оборотов более двух. Общее число камер достигает 15, из них 5—6 образуют последний оборот. Швы простые, ясные, на спинной стороне слабо углубленные, а на брюшной сильнее вдавленные, особенно между двумя последними камерами. В центре брюшной стороны расположен широкий и глубокий пупок, в котором камеры раннего оборота частично закрыты язычкообразным концом последней камеры. Устье базальное, полулунной формы, снабжено небольшой губой, протягивается от периферии раковины на брюшную сторону. Поверхность раковины слабо шероховатая.

Размеры, *мм*

Большой диаметр раковины	от	0,2	до	0,25
Малый диаметр раковины	»	0,15	»	0,2
Толщина раковины (у последней камеры)	»	0,075	»	0,09
Отношение толщины к большему диаметру	»	0,37	»	0,4

Изменчивость. Изменяется строение спинной стороны, более выпуклой у некоторых экземпляров; в остальных признаках вид более постоянен.

Сравнение. По строению пупочной области этот вид имеет сходство с представителями рода Valvulammina Cushman. Аналогичным строением пупочной области характеризуется вид Trochammina nana Brady (10), обитающий в водах Арктического океана. От последнего описываемый вид отличается малыми размерами и полуинволютной брюшной стороной.

Распространение и геологический возраст. Раковины этого вида встречены в глинах нижнего турона Кызылкумов (гора Кульджук-тау и массив Тюлянташ).

СЕМЕЙСТВО TEXTULARIIDAE

Род Textularia Defrance, 1824

Textularia amudariensis Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Голотип — ВНИГРИ, № 517—77; низовье Аму-Дарьи, Питняк; верхний кампан.

Описание. Раковина продолговатая, двурядная, с боков сжатая, лопастная. Начальная часть раковины клиновидная, состоит из 4—5 пар низких, быстро расширяющихся камер. Поздняя часть раковины имеет цилиндрическую форму, состоит из 5—6 пар камер, почти одинаковых по ширине и медленно возрастающих по высоте. Камеры в сечении имеют неправильно многоугольную форму, вздутые, низкие, широкие и тесно сближенные. Последние две камеры более округлые и относительно высокие. Септальная поверхность последней камеры выпуклая. Швы простые, ясные и заметно углубленные. Устье базальное, щелевидное. Стенка раковин, извлеченных из известняков и мергелей, состоит из алевритовых зерен карбонатных минералов, среди которых встречаются более редкие зерна других минералов, иногда окисленных.

В составе стенки раковин, извлеченных из карбонатных глин, в основном содержатся алевритовые зерна кварца и других устойчивых минералов, скрепленных секреционным карбонатным цементом.

Размеры, *мм*

Длина раковин	от	1,02	до	1,12
Наибольшая ширина	»	0,45	»	0,51
Отношение длины раковины к наибольшей ширине	»	2,24	»	2,26

Сравнение. Вид характеризуется четко выраженными внешними очертаниями. Из описанных в литературе он наиболее сходен с Textularia parallela Chapman, описанной Чепманом (11, стр. 320) из нижнего альба Англии. От упомянутого вида описываемый новый вид отличается клиновидной начальной частью с большим количеством камер, низкими и широкими камерами цилиндрической части и относительно мелкими размерами.

Местонахождение и геологический возраст. Значительное количество особей этого вида встречено в верхнем кампане (слои с Belemnitella mucronata Schl.) низовий Аму-Дарьи (Питнякская группа структур) и юго-западных Кызылкумов (Ташкудукская и Газлинская антиклинали).

Textularia pitniakensis Suleimanov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Голотип -- ВНИГРИ, № 517—76; низовье Аму-Дарьи, Ичкиджар; верхний кампан.

Описание. Раковина продолговатая, двурядная с лопастным периферическим краем и шероховатой поверхностью. Начальная часть раковины клиновидная, состоит из 4—5 пар низких, постепенно расширяющихся по мере роста камер. Поздняя цилиндрическая часть ее состоит из 5—6 пар почти шарообразных, в конце нависающих камер. Швы простые, ясные, углубленные в начальных камерах более прямые, в поздних — косые. Устье базальное, щелевидной формы. Стенка раковин из мергелистых пород состоит из зерен карбонатных минералов и раковины фораминифер. Стенка же раковин из глин сложена зернами кварца, скрепленными секреционным карбонатом кальция.

Размеры, *мм*

Длина раковины	от	1,8	до	2,8
Ширина раковины	»	0,52	»	0,66
Отношение длины раковины к ширине	»	3,46	»	4,21

Сравнение. По внешним очертаниям этот вид напоминает T. amudariensis sp. nov., отличаясь от последней более шарообразными и в конце нависающими камерами, иным составом стенки и крупными размерами.

Местонахождение и геологический возраст. Незначительное количество раковин этого вида было встречено в отложениях верхнего кампана (слои с Belemnitella mucronata Schl.) низовий Аму-Дарьи (гора Парлытау, Ичкиджар) и юго-западных Кызылкумов (Ташкудукская и Газлинская антиклинали).

СЕМЕЙСТВО VERNEUILINIDAE

Род Paragaudryina Suleimanov, 1958

Paragaudryina inornata Suleimanov, 1958

Paragaudryina inornata medius Suleimanov, subsp. nov.

Табл. II, фиг. 3

Gaudryina asiatica: N. Bykova, 1939, рис. в тексте 28 (pars).

Голотип — ВНИГРИ, № 517—38; Кызылкумы, г. Алтын-тау; нижний турон.

Описание. Раковина характеризуется более выпуклой трехрядной частью по сравнению с номинальным подвидом. В двурядной части раковины камеры расположены несколько свободнее, к устьевому концу обычно сужены и более или менее сжаты; швы между камерами сравнительно углубленные. У ряда особей последняя камера более высокая, имеет трапецеидальную форму; наблюдается тенденция к однорядному расположению.

Размеры, *мм*

Длина раковины	от	0,4	до	0,5
Ширина	»	0,11	»	0,18
Толщина	»	0,09	»	0,12

Местонахождение и геологический возраст. Встречается в нижнем туроне Бухарской депрессии, Кызыл-Кумах и Ферган долине.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабаев А. Г., Сулейманов И. С. О кампанских отложениях некоторых районов Западного Узбекистана. Узбекский геол. ж., № 1, 1959.
2. Быкова Н. К. Фораминиферы верхнемеловых и палеогеновых отложений Ферганской долины. Тр. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, серия А, вып. 121, 1939.
3. Быкова Н. К. Материалы к палеоэкологии фораминифер сузакского яруса палеогена Ферганской долины. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, Нов. сер., вып. 73 1953.
4. Быкова Н. К. Описание вида Caudryinella pseudoasiatica N. Bykova sp. n. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, вып. 115, 1958.
5. Булатова З. И. Материалы к изучению фораминифер альба-турона Западно-Сибирской низменности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. геол.-мин. наук, Томск, 1959.

6. Музафарова Р. Ю. Стратиграфия и ископаемые моллюски меловых отложежений Бухарской области. Тр. геол. ин-та АН УзССР, вып. VII, сб. 2, 1953.
7. Сигаль Ж. Отряд фораминиферы. Перевод с французского В. В. Зотовой, К. И. Ратновской, Н. Н. Субботиной, Гостоптехиздат, 1956.
8. Сулейманов И. С. Новый род и два новых вида из сем. Verneuilinidae. Докл. АН УзССР, № 12, 1958.
9. Субботина Н. Н. Микрофауна и стратиграфия эльбурганского горизонта и горизонта горячего ключа. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, Нов. серия, вып. 51. 1950.
10. Brady H. B. Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. Repts Voy. Challenger, Zoology, vol., 9, 1884.
11. Chapman F. The Foraminifera of the Gault of Folkestone. J. Micropaleontol. Soc., Pt. II, 1892.
12. Hoglund H. Foraminifera in the Gulmar and Skagerak. Zool. Bidrag. Upsala, Bd. XXVI, 1947.
13. Loeblich A. R. Foraminifera from the Type Papper Schale of Texas. J. Paleontol., vol. 20, No 2, 1946.

Краснохолмская экспедиция
Мин-ва геологии и охраны
недр СССР

Статья поступила в редакцию
11 X 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Г. И. БАРАНОВА

НЕКОТОРЫЕ РАННЕПЕРМСКИЕ МШАНКИ БАССЕЙНА р. ПЕЧОРЫ

В последние годы особенно возросла необходимость в разработке детальной стратиграфии нижнепермских отложений бассейна р. Печоры, имеющих большое народнохозяйственное значение. Стратиграфическое расчленение этих отложений требует детального изучения обнаруженных в них ископаемых остатков.

Среди различных групп ископаемых, характеризующих нижнюю пермь бассейна р. Печоры, одно из первых мест занимают мшанки. В настоящей работе описаны некоторые новые виды ископаемых мшанок из отложений сакмарского и артинского ярусов. Материалом для работы послужили коллекции геолога В. П. Горского, собранные им в бассейнах рек Печоры, Щугора и Подчерема в период с 1956 по 1959 г.

В нижнепермских отложениях бассейна р. Печоры встречены мшанки, принадлежащие трем отрядам: Cyclostomata, Trepostomata и Cryptostomata. Представители отряда Cyclostomata встречаются в этих отложениях редко. Представители отряда Trepostomata, весьма обильные в нижнем и среднем палеозое, в верхнем палеозое не пользуются столь широким распространением. В отложениях нижней перми бассейна р. Печоры встречено лишь несколько родов этого отряда.

Наиболее важными при определении возраста и корреляции нижнепермских отложений являются широко развитые в них представители отряда Cryptostomata, особенно семейства Fenestellidae, Phylloporinidae, Rhabdomesidae и Acanthocladiidae.

ОТРЯД CYCLOSTOMATA BUSK

СЕМЕЙСТВО FISTULIPORIDAE ULRICH, 1882

Род Fistulipora McCoy, 1850

Fistulipora fibriata Baranova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Голотип — ЦГМ, № 9050 (2/208); бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема; стерлитамакско-бурцевские слои [1].

Диагноз. Колония пластинчатая, нарастающая, довольно тонкая. Устья овальные или яйцевидные с двумя выступами концов широких лунариев, делящими устья почти пополам. Края лунариев имеют бахромчатые очертания. Пузырчатая ткань сложена довольно мелкими округленными пузырьками неправильной формы с толстыми стенками. Пузырьки располагаются в два-четыре ряда (очень редко в один). На поверхности имеются скопления пузырьков, образующие небольшие пятна, лишенные устьев. В трубках ячеек очень редкие сплошные диафрагмы.

---

[1] Название виду дано из-за бахромчатого края лунария.

Описание. Колония пластинчатая, нарастающая, толщиной 1,4—1,66 *мм*. На поверхности ее располагаются овальные или яйцевидные устья с пережимами, образованными резко выраженными лунариями. На 2 *мм* поверхности насчитывается 2—2,5 устья, размером 0,36×0,47 *мм*. Ширина перистомы 0,02—0,03 *мм*, ширина лунария 0,33 *мм*, в местах выступа его концов — 0,22—0,28 *мм*, высота (длина) лунария 0,18—0,33 *мм*.

Пузырчатая ткань состоит из тесно расположенных довольно мелких неправильно-многоугольных пузырьков с округленными углами в поперечнике и с толстыми стенками (0,02—0,04 *мм*). Размер пузырьков 0,07—0,16, редко 0,22 *мм*, пузырьки располагаются на промежутках в 2, 4 и 5 рядов (очень редко в один ряд). Ширина промежутков между устьями 0,22—0,33 *мм*, редко 0,45 *мм*. На поверхности располагаются пятна, лишенные устьев и сложенные целиком пузырьками пузырчатой ткани. Размер пятен 1,18—1,42 *мм*.

Сравнение. Описанная мшанка по оригинальной форме устьев с широкими лунариями и количеству устьев на 2 *мм* не имеет себе подобных среди описанных пермских видов.

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема. Нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои.

ОТРЯД TREPOSTOMATA ULRICH

СЕМЕЙСТВО BATOSTOMELLIDAE ULRICH, 1890[2]

Род Batostomella Ulrich, 1882

Batostomella stenoporoides Baranova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3

Голотип — ЦГМ, № 9050 (8/330); бассейн р. Печоры, низовья р. Щугора, иргинский горизонт.

Диагноз. Колония ветвистая с короткими овальными устьями в количестве 4—5 на 2 *мм* вдоль ветки. В промежутках, шириной 0,06—0,11 *мм* однообразные акантопоры (по 5—7 вокруг каждого устья) и обильные мезопоры. В трубках ячеек и в мезопорах — сплошные диафрагмы. В стенках ячеек — слабо заметные четковидные утолщения.

Описание. Диаметр веток 2,85—3,0 *мм*. Ширина периферической зоны 0,57—0,60 *мм*. Диаметр осевой зоны 1,70—1,80 *мм*. Соотношение периферической и осевой зон 1 : 2,5 и 1 : 3. На 2 *мм* вдоль колонии насчитывается 4—5, по диагонали 6—7 широких овальных устьев с ясно выраженной перистомой. Размеры устьев 0,18—0,22 *мм* в длину и 0,11—0,15 *мм* в ширину. Промежутки между устьями довольно широкие — 0,06—0,11 *мм*. На стыке промежутков очень частые площадки неправильной формы, шириной 0,15—0,26, редко 0,45 *мм*, высотой 0,22—0,45 *мм*, редко 0,75 *мм*.

В промежутках между устьями располагаются однообразные акантопоры, размером 0,04—0,07 *мм*, по 5—7 вокруг каждого устья, а также весьма обильные, разной величины мезопоры, размером 0,04—0,12 *мм*.

---

[2] Дункан (15) на основании правил зоологической номенклатуры упразднила семейство Batostomellidae Ulrich, 1890 и доказал, что типичным видом рода Batostomella является не B. spinulosa Ulrich, 1890, а B. gracilis (Nicholson), 1874, тем самым резко изменив объем, содержание и геологическое распространение рода. Таким образом, описываемый вид не принадлежит роду Batostomella. Однако в настоящей статье автор придерживается прежнего понимания объема семейства батостомеллид и рода Batostomella (*Примеч. ред.*).

В месте перехода трубок ячеек от осевой зоны к периферической — довольно резкий перегиб и местами едва заметные четковидные утолщения стенок. В трубках ячеек и мезопор — сплошные диафрагмы.

Сравнение. Описываемая мшанка по размерам и форме отдельных элементов колонии, а также по слабому развитию четковидных утолщений стенок трубок не имеет похожих среди описанных видов рода Batostomella.

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, самые низовья р. Щугора. Нижняя пермь, артинский ярус, иргинский горизонт.

Род Tabulipora Joung, 1883

Tabulipora paraborealis Baranova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 5

Голотип — ЦГМ, № 9050 (14/321); бассейн р. Печоры, низовья р. Щугора; иргинский горизонт.

Диагноз. Колония состоит из толстых веток, диаметром 10—16 *мм*, редко дихотомирующих, с узкой периферической зоной, шириной 1,42—2 *мм*. В последней — четковидные утолщения стенок трубок ячеек. Ячейки в поперечном сечении имеют неправильно-многоугольные и ромбические очертания. Устья неправильно-овальные по 3—5 на 2 *мм* вдоль ветки. На промежутках, шириной 0,11—0,16 *мм*,— мезопоры и многочисленные мелкие и более редкие крупные акантопоры. В трубках ячеек — продырявленные диафрагмы. На поверхности колонии — крупные овальные отверстия, диаметром 0,5—0,7 *мм*.

Описание. Всего из этого слоя изучены и пришлифованы три крупные ветки, диаметр которых изменялся от 10 до 16 *мм*. Ширина периферической зоны 1,42—1,45—2 *мм*, диаметр осевой зоны 8—12 *мм*. Стенки ячеек в периферической зоне периодически четковидно утолщаются. В трубках ячеек в осевой и периферической зонах продырявленные диафрагмы. На 2 *мм* ветке насчитывается 3—5 неправильно-овальных устьев, размером 0,15—0,22—0,26 *мм* в длину и 0,13—0,18—0,21 *мм* в ширину. Ширина промежутков 0,11—0,16 *мм*. Расстояния между устьями в раз-

Объяснение к таблице III

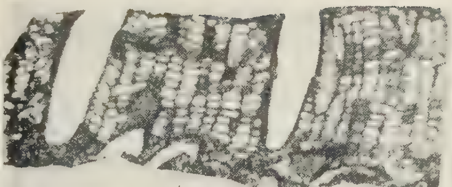
Фиг. 1. Fistulipora fibriata Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема; нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои; голотип № 9050(2/208); 1а — поперечное сечение, шл. 208а (×15); 1б — тангенциальное сечение, шл. 208d (×20).

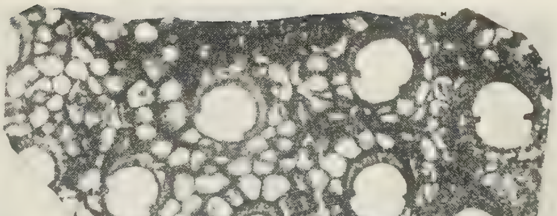
Фиг. 2. Tabuliporella permiana Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, р. Подчерем; нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои; голотип № 9050(16/191): 2а — тангенциальное сечение, шл. 191в; на промежутках между устьями видны многочисленные мелкие мезопоры округлой формы и редкие акантопоры (×20); 2б — поперечное сечение, шл. 191а (×20); 2в — продольное сечение, шл. 191с; в трубках ячеек видны многочисленные продырявленные диафрагмы (×10).

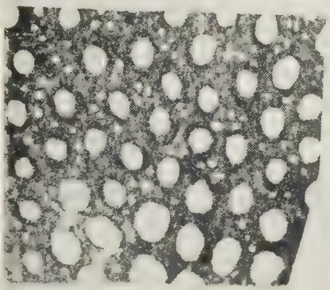
Фиг. 3. Batostomella stenoporoides Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, самые низовья р. Щугора, нижняя пермь, артинский ярус, иргинские слои; голотип № 9050(8/330); 3а — тангенциальное сечение, шл. 330а (×20); 3б — поперечное сечение, шл. 330с (×20); 3в — продольное сечение, шл. 330в; в трубках ячеек четко видны сплошные диафрагмы; в стенках трубок местами слабо выраженные четковидные утолщения (×15).

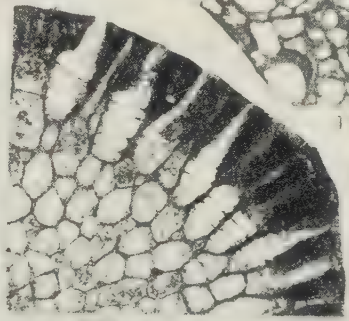
Фиг. 4. Streblascopora pallula Baranova, sp. nov.; среднее течение р. Печоры между ее правыми притоками Щугором и Подчеремом, нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт; голотип № 9050(89/41): 4а — тангенциальное сечение, шл. 41а; между устьями — короткие и широкие площадки с тремя — шестью крупными питами (×20); 4б — продольное сечение, шл. 41b; в центре осевой зоны виден пучок из 4—5 параллельных трубок (×20).

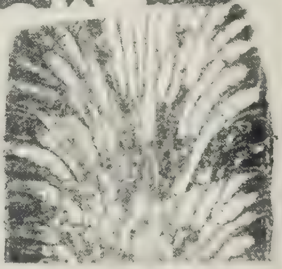
Фиг. 5. Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, самые низовья р. Щугора, нижняя пермь, артинский ярус, иргинский горизонт; 5а — голотип № 9050 (14/321), тангенциальное сечение, шл. 321а; на поверхности колонии видны крупные поры (×20); 5б — поперечное сечение, экз. № 9050(15/323), шл. 323а (×5); 5b — продольное сечение, голотип, шл. 321с (×10).

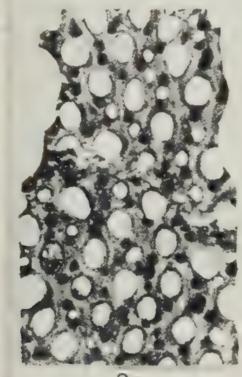

1а

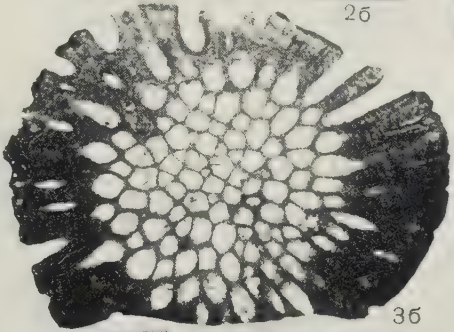

1б

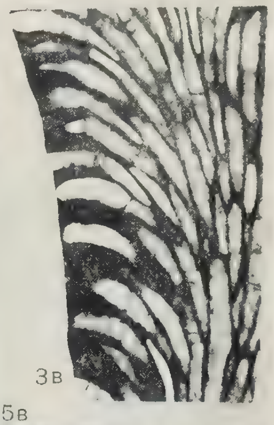

2а

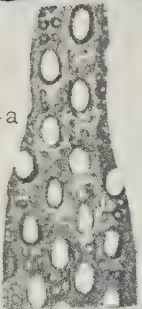

2б

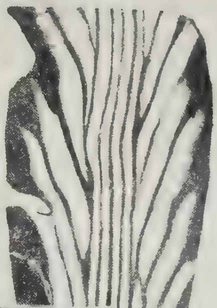

2в

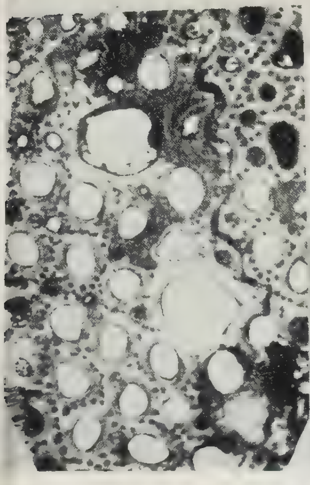

3а

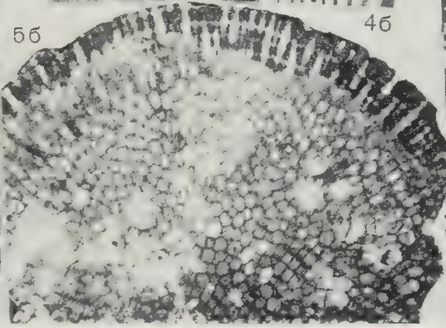

3б


3в


4а


4б


5а


5б

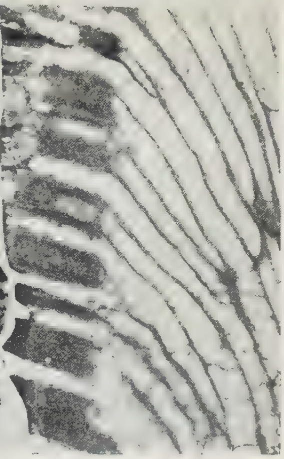
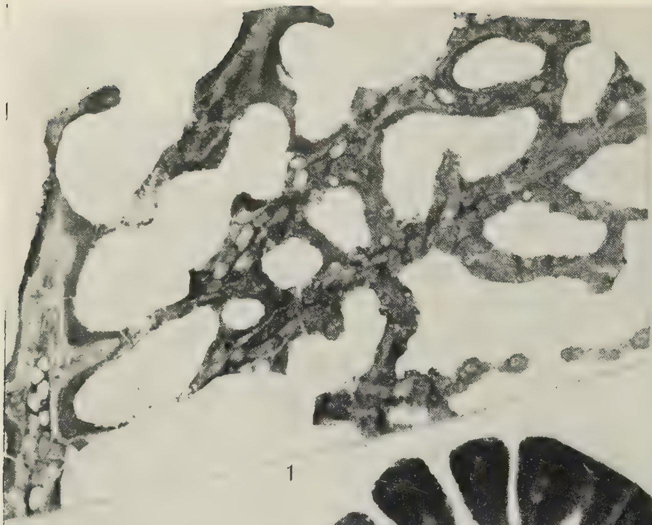
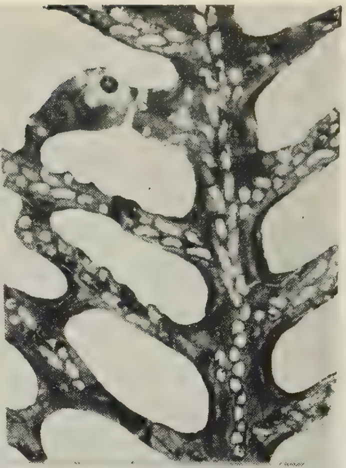
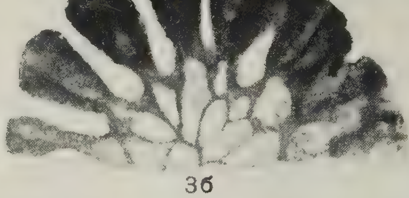
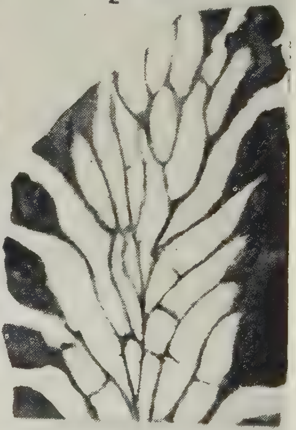

5в

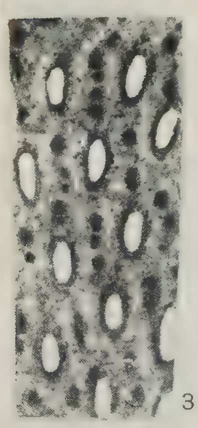
ТАБЛИЦА IV

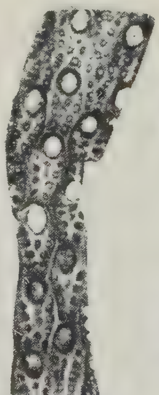

1

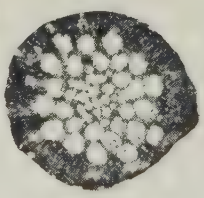

2

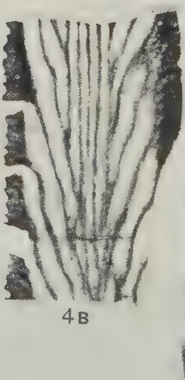

3б

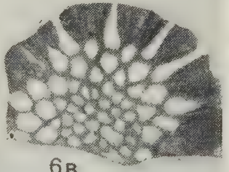

3в

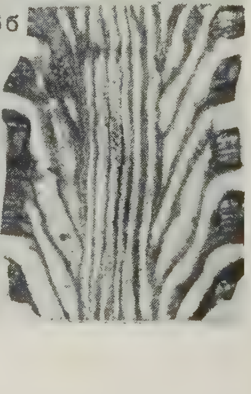

3а

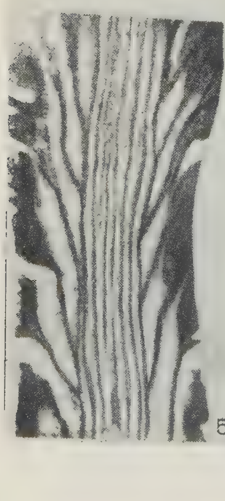

4а

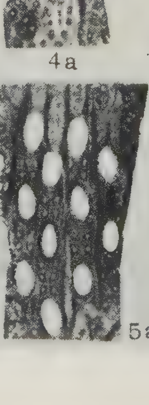

4б

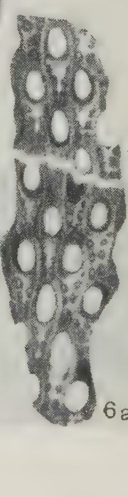

4в


6в


6б


5б


5а


6а

личных направлениях изменяются у разных форм от 0,11—0,18 до 0,13—0,45 *мм*. Мезопоры довольно частые, угловатые и округленные, размером 0,07—0,16 *мм*, окруженные цепочкой мелких акантопор.

Крупные акантопоры довольно редкие, размером 0,08—0,11 *мм*. Мелкие акантопоры весьма обильны на гребешках между устьями или вокруг мезопор, располагаясь в один, реже в два ряда. Размер их 0,02—0,04 *мм*. Оконтуривая устья, мелкие акантопоры создают вокруг них правильные шестиугольники или пятиугольники. В поперечном сечении ячейки имеют форму ромбов и пятиугольников (реже менее правильных многоугольников). На 1 *мм* поперечного сечения насчитывается три квадратика или не совсем правильных многоугольника. На поверхности встречены овальные отверстия, размером 0,50—0,70 *мм*, природа которых не ясна.

Сравнение. Описываемый вид имеет много общего с Tabulipora tenuinervis Bassler из пермских отложений о-ва Тимор (12, стр. 60, табл. CCXXXV, фиг. 8—11), но неполное описание последней не дает возможности произвести более углубленное сравнение.

При сравнении с остальными описанными представителями этого рода новый вид ближе всего к T. borealis (Stuckenberg) из верхнепалеозойских отложений Тимана (6, стр. 59, табл. III, фиг. 6—9; табл. VI, фиг. 1—6). Отличие нового вида заключается в наличии центрально-продырявленных диафрагм, вместо односторонне-продырявленных, в количестве устьев на 2 *мм* (3—5 вместо 5—6), значительно более редких мезопор, а также в наличии крупных овальных отверстий на поверхности зоарии.

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, самые низовья р. Щугора. Нижняя пермь, артинский ярус, иргинский горизонт.

Род **Tabuliporella Nikiforova, 1933**

Tabuliporella permiana Baranova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2

Голотип — ЦГМ, № 9050 (16/191); бассейн р. Печоры, низовья р. Подчерема; стерлитамакско-бурцевские слои.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1, 2. Septopora ptiloporoides Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Щугора; нижняя пермь, верхи артинского яруса; 1 — строение устьевой поверхности, голотип № 9050 (75/421), шл. 421а (×10); 2 — участок сетки с птилопоровым строением, экз. № 9050(75/345), шл. 345 (×10).

Фиг. 3. Rhombopora nikiforovae Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема, нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои; голотип № 9050 (80/209): 3а — тангенциальное сечение, шл. 209е (×20); 3б — поперечное сечение, шл. 209а (×20); 3в — продольное сечение, шл. 209б (×15).

Фиг. 4. Streblascopora germana (Bassler); бассейн р. Печоры, среднее течение р. Подчерема; нижняя пермь, артинский ярус, иргинско-саргинские слои, голотип № 9050 (86/290): 4а — тангенциальное сечение, шл. 290b; в нижней части ветки видны устья, прикрытые крышечками, несущими по три питы (×20); 4б — поперечное сечение, шл. 290d; в центре осевой зоны виден пучок параллельных трубок меньшего диаметра по сравнению с трубками, расположенными ближе к периферии (×20); 4в — продольное сечение, шл. 290а; в центре осевой зоны виден пучок из четырех параллельных трубок (×20).

Фиг. 5. Streblascopora multifistulata Baranova, sp. nov.; бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема, нижняя пермь, стрелитамакско-бурцевские слои, голотип № 9050 (87/199); 5а — тангенциальное сечение, шл. 199b (×20); 5б — продольное сечение, шл. 199а; в центре осевой зоны — пучок из шести параллельных трубок (×20).

Фиг. 6 Streblascopora erecta Baranova, sp. nov.; среднее течение р. Печоры, между е правыми притоками, Щугором и Подчеремом; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт; голотип 9050 (88/48); 6а — тангенциальное сечение, шл. 48а (×20); 6б — продольное сечение, шл. 48с (×20); 6в — поперечное сечение, шл. 48b; в центре осевой зоны виден резко обособленный пучок параллельных трубок (×20).

Диагноз. Колония ветвистая. Устья ячеек округленные, в количестве 5—6 на 2 *мм* вдоль ветки. Между соседними устьями имеется чаще по одному, реже по два ряда мелких округленных мезопор, а также более редкие, едва заметные акантопоры. В трубках ячеек — продырявленные диафрагмы. Ширина промежутков 0,11—0,13 *мм*.

Описание. Колония ветвистая, имеющая в поперечнике размеры 3,80 × 4,25 и 3,35 × 3,80 *мм*. Разветвление колонии происходит почти под прямым углом. На 2 *мм* вдоль ветки 5—6 устьев, размером 0,11—0,15 *мм* в ширину и 0,16—0,21 *мм* в длину.

На промежутках между устьями — обильные мелкие мезопоры округлой формы, размером 0,04—0,07 *мм*, редко 0,09 *мм*, и редкие акантопоры. Последние приурочены к центрам площадок, расположенных на стыках промежутков между устьями. Ширина промежутков 0,11—0,13 *мм*. Ширина площадок 0,22—0,26, редко 0,45 *мм*, высота площадок 0,22—0,33, редко 0,45—0,50 *мм*. В центре осевой зоны трубки почти параллельны оси, затем, плавно изгибаясь, переходят в периферическую зону. При диаметре 3,35 *мм* ширина периферической зоны 0,47 *мм*. В трубках ячеек — продырявленные диафрагмы, особенно обильные в периферической зоне. Тонкие в осевой зоне стенки ячеек в периферической зоне имеют утолщения.

Сравнение. Описываемый вид сходен с Tabuliporella nalivkini Nikif. (5) из визейских отложений Голодной степи Казахстана. Отличается от нее количеством устьев на 2 *мм* вдоль ветки (5—6 вместо 2,7—3,7 устья), более короткими устьями (0,16—0,21 *мм* вместо 0,22—0,27 *мм*), отсутствием пятен на поверхности зоарии.

От T. badamica Nikif. (5, стр. 10 и 11, табл. IV, фиг. 1—6, рис. 6) описываемая мшанка отличается количеством устьев на 2 *мм* (5—6 вместо 7—8), овальной вместо многоугольно-округленной формой устьев, меньшей величиной устьев (0,16—0,21 × 0,11—0,18 *мм* вместо 0,20—0,25 × × 0,20—0,25 *мм*), меньшим диаметром веток (3,35—4,25 *мм* вместо 12—25 *мм*).

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, левый склон р. Подчерема в ее нижнем течении, на 0,9 *км* ниже устья ручья Кожвельдорель (коллекция В. П. Горского, 1956 г.). Нижняя пермь, сакмарский ярус, стерлитамакско-бурцевские слои.

ОТРЯД CRYPTOSTOMATA VINE

СЕМЕЙСТВО ACANTHOCLADIIDAE ZITTEL, 1880

Род Septopora Prout, 1859

Septopora ptiloporoides Baranova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 2

Голотип — ЦГМ, № 9050 (75/421); бассейн р. Печоры, низовья р. Щугора; низы усинской толщи нижней перми.

Диагноз. Основные размеры[3] $\frac{7-8}{6-7}$//12—14, р. 16. Колонии сетчатые, веерообразные. Сетка состоит из довольно толстых основных прутьев, от которых в чередующемся порядке под углом 45—50° отходят боковые прутья второго порядка. Последние соединяются между собой при помощи ячеистых прутьев третьего порядка, часто сходящихся под острым углом друг к другу, образуя неправильно-овальные петли. Иногда прутья второго порядка соединяются между собой при помощи неячеистых перекладин. Форма сечения ячеек у основания округленно-ромбическая и округленно-треугольная, ближе к устьям переходящая в удлиненно-бобовидную. Киль широкий, покрытый крупными бугорками, расположенными в один ряд.

---

[3] В формуле основных размеров дробь, стоящая перед двумя косыми линиями, означает: в числителе — число боковых прутьев второго порядка на 10 *мм* длины основного прута; в знаменателе — число боковых прутьев третьего порядка на 10 *мм* длины бокового прута. Число, стоящее позади двух косых черточек,— количество ячеек на 5 *мм* длины прута.

Описание. В нижнем течении р. Щугора, в обнажении 115 В. П. Горского, встречены многочисленные обломки этой формы, некоторые из них ближе к Septopora (шл. Г-115/461а и Г-115/421а), другие же по общему габитусу сетки и по наличию, кроме ячеистых, еще и неячеистых перекладин напоминают Ptilopora (шл. Г-115/438а и Г-115/422а). Учитывая их несомненное самое близкое родство как по микроструктуре ячеистой и неячеистой поверхности, так и по форме ячеек, количеству ячеек на 5 *мм* и строению киля, мы описываем их вместе.

Колония состоит из довольно толстых основных прутьев, шириной 0,47—0,80 *мм*, от которых под углом 45—65° (р. 70°) в чередующемся порядке отходят боковые прутья второго порядка. На 10 *мм* длины основного прута насчитывается 7—8 боковых прутьев, шириной 0,36—0,56 *мм*. Расстояние между прутьями второго порядка 0,56—0,95 *мм*. Последние соединяются между собой при помощи ячеистых прутьев третьего порядка, шириной 0,26—0,36 *мм*, часто сходящихся под острым или тупым углом друг к другу. Иногда прутья второго порядка соединяются между собой при помощи неячеистых перекладин. На 5 *мм* вдоль основного и боковых прутьев насчитывается 12—14 (редко 16) ячеек, имеющих у основания округленно-ромбическую, округленно-треугольную, слегка трапецеидальную форму, переходящую ближе к устьям в удлиненно-бобовидную.

Устья круглые, часто с небольшим лунарием и капиллярами в перистоме. Диаметр устья 0,11—0,15 *мм*. Расстояние между устьями 0,22—0,26 *мм*.

Киль широкий с обильными мелкими (0,002—0,003 *мм*) и более редкими крупными (0,008 -0,01 *мм*) капиллярами и редкими крупными бугорками, расположенными в один ряд. Размер бугорков 0,11 × 0,22 *мм*, 0,18 × 0,22 *мм*, 0,13 × 0,18 *мм*. Расстояние между бугорками 0,47—0,61 *мм*.

Поверхность мшанки пронизана весьма обильными рассеянными мелкими (0,001—0,003 *мм*) и более редкими, крупными капиллярами (0,008 - 0,01 *мм*).

Сравнение. Новый вид имеет много общего с Septopora paradoxa Nikif. (6, стр. 169, табл. XXXIX, фиг. 6—8; табл. X, фиг. 4—6) с р. Березовой, Каменная Ежа, верхний карбон (?). Отличается он числом ячеек на 5 *мм* (12—14 вместо 14—15), более тонкими прутьями: основным — шириной 0,47—0,80 *мм* вместо 0,82 *мм* и боковыми — шириной 0,36—0,56 *мм* вместо 0,50—0,82 *мм*; наличием, кроме мелких, еще и крупных капилляров вместо одних мелких у S. paradoxa. Кроме того, боковые прутья у наших экземпляров отходят от основного прута в чередующемся порядке, а у S. paradoxa — перисто. Новый вид сходен и с S. ekybastusica Nekh., происходящий из кассинских слоев (низы турне) Казахстана (2, стр. 141—143), как по внешней форме и основным размерам сетки, так и по наличию неячеистых перекладин наряду с ячеистыми. Основным отличием нового вида является совершенно иная форма сечения ячеек (у основания округленно-ромбическая и округленно-треугольная, ближе к устьям бобовидная, вытянутая вдоль прута, вместо овальной, вытянутой поперек прута у основания и переходящей в трапециевидную ближе к устьям), а также бо́льшие размеры и однорядное расположение бугорков киля (вместо двурядного у S. ekybastusica Nekh.).

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Щугора. Нижняя пермь, низы усинской толщи, саранинские слои.

СЕМЕЙСТВО RHABDOMESIDAE VINE, 1883

Род Rhombopora Meek, 1872

Rhombopora nikiforovae Baranova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3

Голотип — ЦГМ, № 9050 (80/209); бассейн р. Печоры, левый берег р. Подчерема в нижнем течении; стерлитамакско-бурцевские слои[4].

Диагноз. Колония ветвистая, с широкой периферической зоной. Узкие овальные устья с широкой перистомой вытянуты вдоль веточки и не образуют правильного рисунка. Между устьями широкие промежутки, на которых беспорядочно располагаются крупные и мелкие акантопоры. Имеются гемисепты и редкие диафрагмы.

Описание. Диаметр веточек 2,35 *мм;* ширина периферической зоны 0,47—0,61 *мм,* диаметр осевой зоны 0,95—1,20 *мм.* На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 2—2,5 устья, по диагонали 4, реже 5 устьев. Устья узкие, удлиненно-овальные с широкой перистомой, длиной 0,22—0,31 *мм,* шириной 0,09—0,11 *мм.* Изредка встречаются очень узкие, щелевидные устья, шириной 0,02—0,06 *мм.* Ширина промежутков между устьями 0,13—0,26 *мм.* Ширина площадок, расположенных на стыках промежутков, 0,33—0,50 *мм;* высота площадок 0,56—0,89 *мм.* На промежутках — продольные гребешки с крупными (0,09—0,11 *мм*) и мелкими (0,04—0,05 *мм*), расположенными в один ряд акантопорами. Расстояние между соседними акантопорами весьма изменчиво — от 0,02 *мм* до 0,45 *мм.* В трубках ячеек, в местах перегиба их при переходе от осевой зоны к периферической, видны четкие гемисепты. Очень редко в трубках ячеек встречаются сплошные диафрагмы.

Сравнение. Описываемые представители рода Rhombopora по количеству устьев на 2 *мм,* их размерам, в сочетании с широкими промежутками между устьями и неправильным расположением акантопор, отличаются от всех описанных ранее видов этого рода.

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, левый берег р. Подчерема в ее нижнем течении, на 0,9 *км* ниже устья ручья Кожвельдорель (коллекция В. П. Горского, 1956 г.). Нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои.

Род Streblascopora Bassler, 1952

Streblotrypa: Bassler 1929, v. XXVIII, стр. 66—68 (pars); Тризна, 1950, стр. 47—138; Морозова, 1955, стр. 62—64

Streblascopora: Bassler, 1952, стр. 385

Тип рода — Streblotrypa fasciculata Bassler, 1929; пермь о-ва Тимор.

Диагноз. Зоария тонковетвистая с четким пучком параллельных трубок в центре осевой зоны, резко обособляющемся от остальной части осевой зоны. В трубках ячеек обычно присутствуют гемисепты. В месте перехода трубок ячеек из осевой зоны в периферическую — резкий перегиб. Устья эллиптические, расположенные правильными продольными рядами. На площадках между устьями в два, иногда в три ряда располагаются питы (мелкие мезопороподобные углубления). Устье вместе с прилежащими к нему снизу питами ограничено от соседних устьев и пит невысоким гребешком.

Геологический возраст. Карбон-пермь.

Streblascopora germana (Bassler), 1929

Табл. IV, фиг. 4

Streblotrypa germana: Bassler, 1929, стр. 67, табл. CCXXXIX, фиг. 6—10

Оригинал — ЦГМ, № 9050 (86/290); бассейн р. Печоры, низовья р. Подчерема у устья р. Орловки; иргинско-саргинские слои.

---

[4] Название виду дано по имени А. И. Никифоровой, впервые изучившей представителя этого рода в артинских отложениях Уфимского плато.

Диагноз. Колония тонковетвистая, часто дихотомирующая, с четырьмя-пятью параллельными трубками в осевой зоне и с узкой периферической зоной. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 3,5—4 овальных устья, располагающиеся правильными продольными рядами. Питы на площадках в 2—3 ряда, в числе 9—10 на каждой площадке. Устья иногда с крышечками, в которых три питообразные поры.

Описание. Диаметр веток 0,95—1,18 *мм,* ширина периферической зоны 0,13—0,18 *мм,* диаметр осевой зоны 0,72—0,90 *мм.* Диаметр осевого пучка 0,26—0,31 *мм.* Число параллельных трубок 4—5. На перегибе трубок ячеек от осевой зоны к периферической видны гемисепты. Устья ячеек мелкие, правильной овальной формы, размером 0,18 × 0,09 *мм.* На 2 *мм* вдоль ветки их насчитывается 3,5—4. На подустьевых площадках, длиной 0,31 *мм* и шириной 0,18—0,22 *мм,* в строгом порядке в 2—3 ряда размещаются питы в количестве 9—11, размером 0,04—0,05 *мм* каждая. Местами устья прикрыты крышечками с тремя питообразными порами, аналогичными питам на межустьевых площадках.

Сравнение. Описываемые формы относим к виду Streblascopora germana (Bassler), впервые описанному Басслером из пермских отложений острова Тимор (12). Новые особи отличаются от экземпляров, описанных Басслером, более мелкими устьями (0,18 × 0,09 *мм,* вместо 0,2 × × 0,15 *мм*).

Географическое распространение и геологический возраст. Остров Тимор, пермь, слои Битауни (артинский ярус); Северное Приуралье, бассейн р. Печоры, артинский ярус, иргинско-саргинские слои.

Местонахождение. Бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема, у устья ее правого притока — Орловки (коллекция В. П. Горского, 1956).

Streblascopora multifistulata Baranova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 5

Голотип — ЦГМ, № 9050 (87/199); бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема; стерлитамакско-бурцевские слои [5].

Диагноз. Колония состоит из тоненьких веточек с узкой периферической зоной и широким четким пучком из 5—7 параллельных трубок в осевой зоне.

Устья правильно-овальные (яйцевидные) с узкой перистомой. На 2 *мм* вдоль ветки их насчитывается 4,5—5. Площадки между устьями небольшие (0,22—0,26 × 0,15—0,18 *мм*) с шестью мелкими питами, расположенными в два ряда.

Описание. Диаметр веточек 1,18—1,33 *мм.* Ширина периферической зоны 0,10—0,13 *мм.* Диаметр осевой зоны 0,95—1,00 *мм,* диаметр пучка параллельных трубок 0,4—0,47 *мм.* Число параллельных трубок 5—7. Трубки ячеек от пучка направляются под острым углом вверх, дважды коленообразно изгибаясь. Гемисепты едва заметны. Устья яйцевидной формы с узкой перистомой, размер их 0,18—0,21 *мм* в длину и 0,08—0,09 *мм* в ширину. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 4,5—5 устьев. На площадках между устьями, высотой 0,22—0,26 *мм* и шириной 0,15—0,18 *мм,* в двух рядах размещаются питы, размером 0,02—0,025 *мм,* в числе 6 в обоих рядах. Валики между площадками четко выражены.

Сравнение. Описываемый вид имеет много общего со Streblascopora tscharlakensis (Trizna) из стерлитамакско-бурцевских отложений горы Половинная в Манчажском районе Свердловской области (10). Новый вид отличается более узкой периферической зоной (0,10—0,13 вместо 0,15—0,2 *мм*), более широким пучком из 5—7 параллельных трубок (вместо 4 трубок с общим диаметром их 0,33—0,39 *мм*), более длинными устьями (0,18—0,21 *мм* вместо 0,15—0,16 *мм*), более мелкими питами (0,02—0,03 *мм* вместо 0,05—0,07 *мм*).

---

[5] Название вида получил по большому числу параллельных трубок в центре осевой зоны.

Некоторое сходство описываемая мшанка имеет и со S. germana (Bassler) (12), отличаясь от нее несколько более толстыми веточками (1,18—1,33 *мм* вместо 1,0 *мм*), числом параллельных трубок (5—7 вместо 5), числом устьев на 2 *мм* (4,5—5, вместо 4), более узкими устьями, двухрядным расположением пит на площадках, вместо обычных трех рядов у S. germana, значительно меньшим количеством пит: у нашей мшанки обычно 6 пит на каждой площадке, а у S. germana питы располагаются в трех рядах, по четыре в каждом, иногда число пит в рядах увеличивается у последней до 6—7.

Местонахождение и геологический возраст. Бассейн р. Печоры, нижнее течение р. Подчерема (коллекция В. П. Горского, 1956). Нижняя пермь, стерлитамакско-бурцевские слои.

Streblascopora erecta Baranova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 6

Голотип — ЦГМ, № 9050 (88/48); среднее течение р. Печоры между Щугором и Подчеремом; саргинский горизонт [6].

Диагноз. Тонковетвистая колония с четким широким пучком из 6—7 параллельных трубок. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 3,5 эллиптических, кверху слегка заостренных устья.

На длинных узких площадках между устьями размещается по 6—9 пит, расположенных в два ряда. Лишь над самым устьем появляется еще по одной пите, в середине между двумя рядами. При переходе трубок ячеек из осевой зоны в периферическую наблюдается резкий перегиб. В месте перегиба — едва заметные гемисепты.

Описание. Диаметр веточек 1,42—1,56 *мм*. Ширина периферической зоны 0,22 *мм*. Диаметр осевой зоны 1,09 *мм*. Диаметр осевого пучка 0,47—0,52 *мм*. Число параллельных трубок 6—7. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 3,5 устья. Устья овальные, кверху заостренные, размером 0,26—0,22 × 0,11—0,15 *мм*. Площадки длинные (0,31 *мм*), узкие (0,13 *мм*) с четкими гребешками между ними. Питы размером 0,04—0,05 *мм* в количестве 6—9 (чаще 6—7) на каждой площадке, в двух рядах и маленькая в третьем ряду над самым устьем.

Сравнение. Описываемый вид обнаруживает значительное сходство со Streblascopora fasciculata (Bassler) и S. germana (Bassler) из пермских отложений о-ва Тимор (12). От S. fasciculata (Bassler) он отличается более тонкими веточками (1,42—1,56 вместо 1,5—2,0 *мм*), более узкими устьями (0,22—0,26 × 0,11—0,14 *мм* вместо 0,25 × 0,2 *мм*), а также двурядным расположением пит на площадках (вместо более частых трех рядов у S. fasciculata). От S. germana (Bassler) (12) новый вид отличается несколько более толстой веточкой (1,42—1,56 вместо 1 *мм*), более длинными но узкими устьями (022—0,26 × 0,11—0,14 *мм* вместо 0,2 × 0,15 *мм*), более короткими межустьевыми площадками с меньшим количеством пит.

Описываемый экземпляр может рассматриваться как новый вид, близкий к Streblascopora multifistulata, sp. nov. Отличается от S. multifistulata, sp. nov. количеством устьев на 2 *мм* вдоль ветки (3,5 вместо 4,5—5), более длинными и более узкими межустьевыми площадками, размером 0,31 × 0,13 *мм* вместо 0,22—0,26 × 0,15—0,18 *мм*, бо́льшим числом пит на площадках (по 6—9 вместо 6 на каждой площадке). Размер пит у описываемого вида несколько больше (0,04—0,05 *мм* вместо 0,02—0,025 *мм*). Кроме того, этот вид обладает более толстыми веточками

---

[6] Название вид получил по очень прямым стеблям его колонии.

(1,42—1,56 *мм* вместо 1,18—1,33 *мм*) а соответственно, и более широкими периферической и осевой зонами.

Местонахождение и геологический возраст. Среднее течение р. Печоры между ее правыми притоками, Щугором и Подчеремом (коллекция В. П. Горского, 1956). Нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт.

Streblascopora pallula Baranova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 4

Голотип — ЦГМ, № 9050 (89/41); среднее течение р. Печоры, между Щугором и Подчеремом; саргинский горизонт[7].

Диагноз. Тонковетвистая колония с четким пучком из 4—5 параллельных трубок. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 4—5 эллиптических устьев с перистомой. Под устьями короткие и широкие площадки с небольшим числом (3—6) пит.

Питы распределены на площадках не совсем правильно; как размеры, так и число их на площадках сильно варьирует. Границы между площадками нечеткие.

Описание. Диаметр веточки 1,42 *мм*. Ширина периферической зоны 0,14—0,18 *мм*. Диаметр осевой зоны 1,04—1,09 *мм*. Диаметр осевого пучка 0,27—0,31 *мм*. Число параллельных трубок 4—5. На 2 *мм* вдоль ветки насчитывается 4—5 яйцевидных устьев, размером 0,18—0,22 × ×0,09—0,14 *мм*. Площадки между устьями короткие и широкие, размером 0,20—0,22 *мм* как в ширину, так и в длину. На площадках в двух рядах располагаются от 3 до 6 пит, от 0,02 до 0,08 *мм*. Питы распределены неправильно, размеры их сильно варьируют.

Сравнение. Описываемая мшанка по диаметру ветки, числу устьев на 2 *мм*, размерам устьев, по небольшому числу пит на площадках имеет много общего со Streblascopora multifistulata, sp. nov., отличаясь от нее числом параллельных трубок в пучке (4—5 вместо 5—7), меньшим диаметром осевого пучка (0,27—0,31 *мм* вместо 0,4—0,47 *мм*), более короткими и более широкими площадками между устьями, размером 0,20—0,22 *мм* как вдоль, так и поперек ветки вместо 0,20—0,26 × 0,15—0,18 *мм*.

Имеет сходство новый вид и со S. fasciculata (Bassler) (12) из пермских отложений о-ва Тимор, отличаясь от нее меньшими размерами коротких площадок, меньшим количеством пит на площадках (3—6 вместо 8—9), более узкими устьями (0,18—0,22 × 0,09—0,14 *мм* вместо 0,25 × × 0,2 *мм*).

Местонахождение и геологический возраст. Среднее течение р. Печоры между ее правыми притоками, Щугором и Подчеремом (коллекция В. П. Горского, 1956). Нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт.

ЛИТЕРАТУРА

1. Морозова И. П. Каменноугольные мшанки Среднего Дона. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. VIII, 1955.
2. Нехорошев В. П. Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана. Изд. АН СССР, ВСЕГЕИ, 1953.
3. Нехорошев В. П. Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири. ВСЕГЕИ, нов. серия, т. 13, 1956.
4. Никифорова А. И. Верхнепалеозойские мшанки Джульфинского р-на. Тр. Всес. геол. разв. объединения, вып. 364, 1933.
5. Никифорова А. И. Каменноугольные отложения Ср. Азии. Материалы к познанию нижнекаменноугольных мшанок Туркестана. Тр. Всес. геол. разв. объединения, вып. 207, 1933.
6. Никифорова А. И. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР. Палеонтология СССР, т. IV, ч. 5, вып. I, 1938.
7. Никифорова А. И. Новые виды верхнепалеозойских мшанок предгорной полосы Башкирии. Тр. НГРИ, серия А, вып. 115, 1939.

---

[7] Название свое вид получил по небольшим размерам колонии.

8. Тризна В. Б. Новые виды мшанок сем. Fenestellidae и Acanthocladiidae предгорной полосы Башкирии. Тр. НГРИ, сер. А, вып. 115, 1939.
9. Тризна В. Б. Пермские мшанки р. Сылвы. Тр. НГРИ, нов. сер., вып. 31. Микрофауна нефтяных месторожд. СССР, сб. I, 1948.
10. Тризна В. Б. К характеристике рифовых и слоистых фаций центральной части Уфимского плато. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, Микрофауна СССР, нов. серия. сб. III, вып. 50, 1950.
11. Шульга-Нестеренко М. И. Нижнепермские мшанки Урала. Палеонтология СССР, т. V, ч. 5, вып. I, АН СССР, 1941.
12. Bassler R. S. The Permian Bryozoa of Timor. Palaeontologie von Timor, vol. XXVIII, Stuttgart, 1929.
13. Bassler R. S. Taxonomic Notes on Genera of Fossil and Recent Bryozoa. J. Wash. Acad. Sci., vol. 42, No 12, 1952.
14. Bassler R. S. Treatise on Invertebrata Paleontology Part G.— Bryozoa. Geol. Soc. of America and Univ. Of Kansas Press., 1953.
15. Duncan H. Genotypes of some Paleozoic Bryozoa. J. Wash. Acad. Sci., vol. 39. No 4, 1949.
16. Ulrich E. O. American Paleozoic Bryozoa. Cincinnati Society Natural History, vol. VII, No 1, 1884—1885.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт

Статья поступила в редакцию
4 V 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Н. А. ШИШОВА

НОВЫЕ ПЕРМСКИЕ МШАНКИ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Новые виды мшанок из сем. Fenestellidae, описанные в настоящей работе, собраны сотрудниками Палеонтологического института АН СССР Т. Г. Сарычевой и А. Н. Сокольской в 1957 г. из нижнепермских отложений р. Мергень (приток р. Чикоя) в Западном Забайкалье. Коллекция мшанок представлена довольно крупными обломками, преимущественно сетчатых колоний, бо́льшая часть которых имеет сильно выветрелые поверхности. Однако отдельные участки колоний, находившиеся внутри породы, имели хорошую сохранность, что позволило произвести исследование и описание видов с достаточной полнотой.

Верхнепалеозойские мшанки Восточной Сибири изучены весьма слабо. Впервые они были описаны В. П. Нехорошевым (4) из отложений Колымского края. Описание этих мшанок производилось по материалу, как пишет сам автор, плохой сохранности, а потому сравнение их с другими мшанками довольно затруднительно. Кроме этого, опубликовано несколько видов из турне Восточного Забайкалья (8). В последнее время появилась работа по нижнепермским мшанкам Западного Верхоянья (12).

В изученной коллекции определены 13 видов, которые все оказались новыми; из них девять видов принадлежат роду Fenestella, два вида — роду Lyrocladia, один вид — роду Polypora и один вид — роду Hemitrypa. Из-за недостаточно хорошей сохранности не удалось определить до вида несколько экземпляров, принадлежащих родам: Polypora (сем. Fenestellidae), Penniretepora (сем. Acanthocladiidae), Sulcoretepora (сем. Sulcoreteporidae), Rhabdomeson и Streblotrypa (сем. Rhabdomesidae) и Nematopora (сем. Arthrostylidae).

Таким образом, мшанки данной коллекции в систематическом отношении представлены пятью семействами отряда Cryptostomata. Небольшое число родов и видов представлено сравнительно большим количеством экземпляров; особенно богаты экземплярами виды: Fenestella sibirica sp. nov.; F. gutayensis sp. nov.; F. stellifera sp. nov.; Lyrocladia mariae sp. nov.

Особого интереса заслуживает присутствие в пермских отложениях рода Hemitrypa. О находке представителей этого рода в перми Забайкалья указывают также в своих работах В. П. Нехорошев (7, 8) и В. Б. Тризна (14). До этого представители названного рода были описаны лишь из девонских и нижнекаменноугольных отложений СССР (Урал, Сибирь, Казахстан, Средняя Азия) (5, 7, 8, 9, 10, 14), где они широко распространены, а также в Сев. Америке и Зап. Европе (18, 20). Из верхнего палеозоя, кроме этого, единичные виды рода Hemitrypa известны только из нижней перми острова Тасмании (17) и Соляного кряжа в Гималаях (19). Однако описания этих последних видов очень кратки и неясны и только по иллюстрациям можно судить о принадлежности их к данному роду.

Для более полного и всестороннего освещения мшанок Западного Забайкалья желательны дополнительные, послойные их сборы. Это особенно важно в связи с тем, что в определении возраста отложений, содержащих описанный своеобразный комплекс мшанок, среди геологов нет единогласия. Согласно Т. Г. Сарычевой и А. Н. Сокольской (11), а также по фондовым материалам Д. Ф. Масленникова, возраст этих отложений (гутайской свиты) на основании изучения обширной фауны брахиопод и пелеципод устанавливается как нижнепермский, что принимается и автором данной статьи. Л. А. Козубова и М. В. Куликов (2) в своей работе указывают на присутствие здесь, кроме нижней, также и верхней перми. Однако А. Д. Канищев (1) понижает возраст гутайской свиты до нижнего карбона, опираясь на определение нескольких видов спириферид.

Что касается мшанкового комплекса из гутайской свиты Западного Забайкалья, то он отличается весьма своеобразными чертами и не походит ни на один из известных мшанковых комплексов верхнего палеозоя. При этом сетчатые формы — виды родов Fenestella и Lyrocladia — близки к пермским видам; вид рода Hemitrypa по особенностям внутреннего строения и микроструктуре отличается от девонских и нижнекаменноугольных хемитрип, а тонкие ветвистые формы — виды родов Streblotrypa и Nematopora — по некоторым размерам и строению элементов колоний близки каменноугольным. В гутайском комплексе характерно также полное отсутствие представителей отрядов Cyclostomata и Trepostomata. Возможно, что новый, дополнительный материал поможет более детально осветить мшанковую фауну этой толщи.

В целях сохранения небольшого объема текста в нижеследующем описании родовые диагнозы, которые многократно описывались в советской литературе, не приводятся.

СЕМЕЙСТВО FENESTELLIDAE KING, 1849

Род Fenestella Lonsdale, 1839

Fenestella sibirica Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Голотип — ПИН, № 1614/34; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [1].

Диагноз. Основные размеры: 18—19/15—16//16—17. Правильная сетка с довольно прямыми прутьями, тонкими перекладинами и овальными петлями. Ячейки овальные и овально-пятиугольные. Устья круглые; перистома с мелкими, редкими бугорками. Киль невысокий, килевые бугорки чередующиеся.

Описание. На 10 *мм* приходится 18—19 прямых прутьев, шириной 0,25—0,30 *мм*, реже 0,35 *мм*; перед бифуркацией ширина прута достигает

---

[1] Название вида дано по местонахождению голотипа.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. Fenestella sibirica Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/34; тангенциальное сечение (×20); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 2. Fenestella fabalis Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/14; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 3. Fenestella baycalensis Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/62; тангенциальное сечение (×45); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

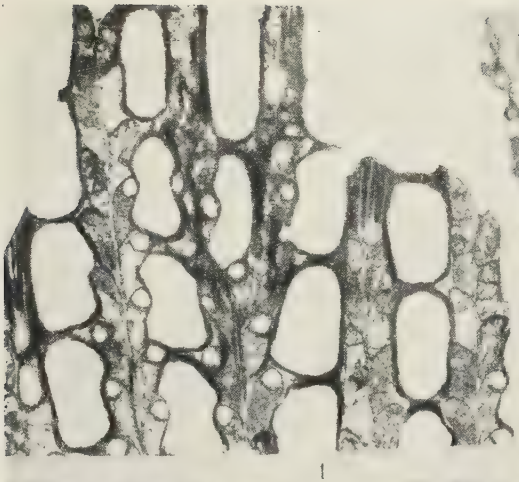
Фиг. 4. Fenestella gutayensis Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/59; тангенциальное сечение (×45); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 5. Fenestella stellifera Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/8; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

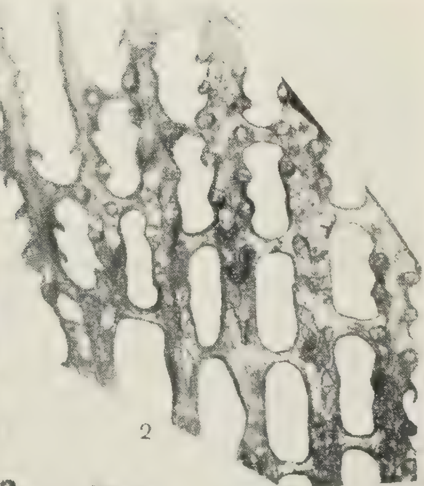
Фиг. 6. Fenestella stellifera Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/8; тангенциальное сечение прута в области устьев и килевой поверхности (×50).

Фиг. 7. Fenestella annae Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/6; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

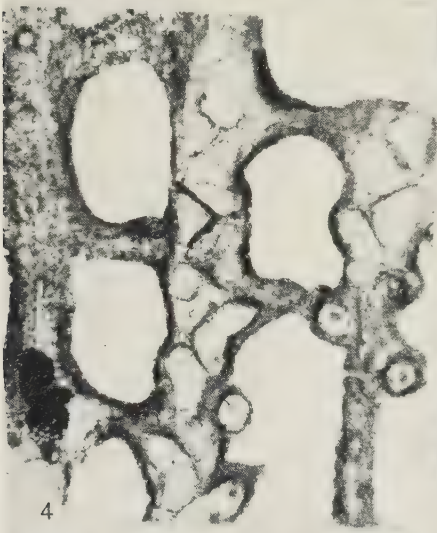
ТАБЛИЦА V



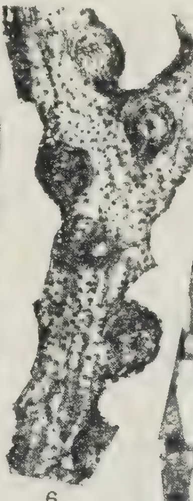
1



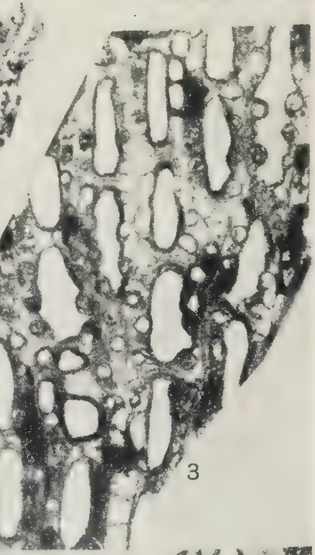
2



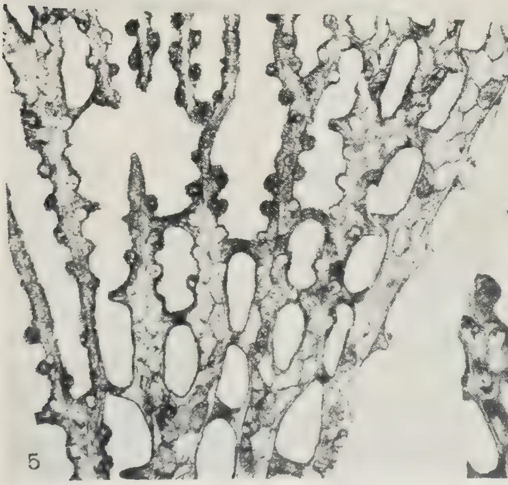
4



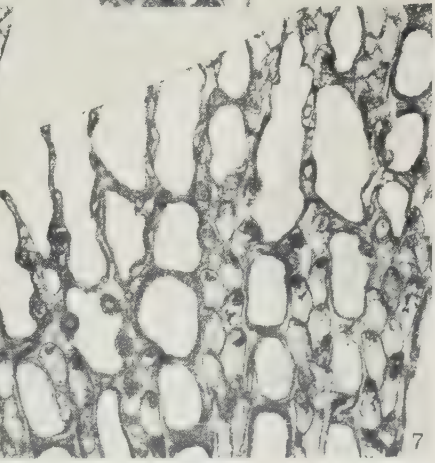
6



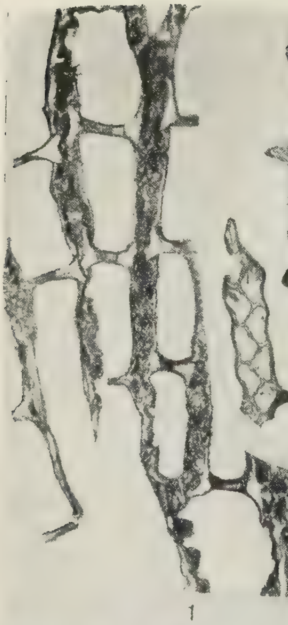
3



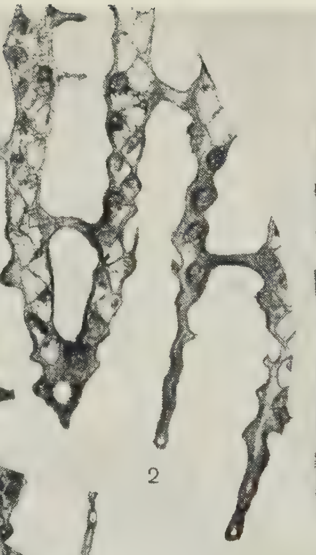
5



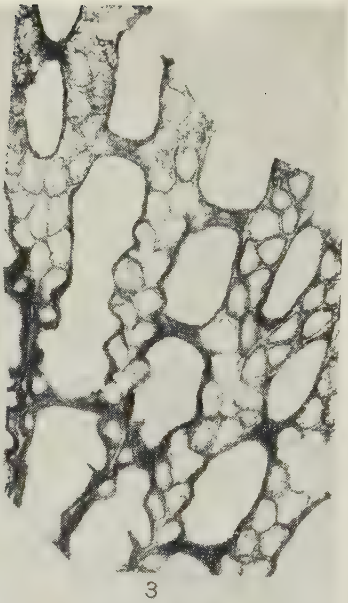
7



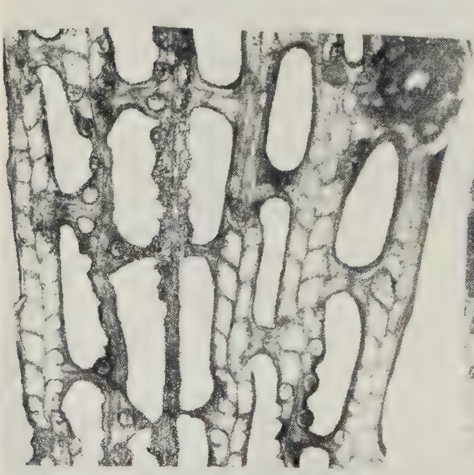
1



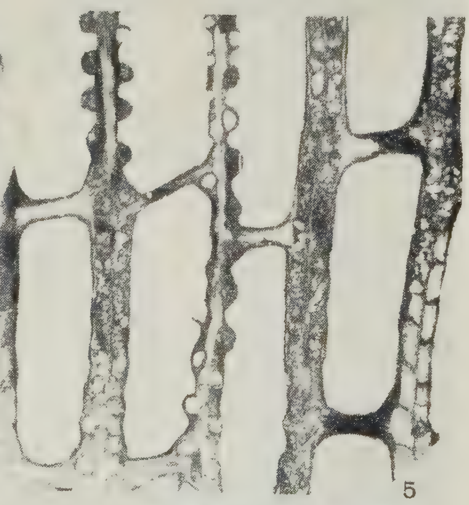
2



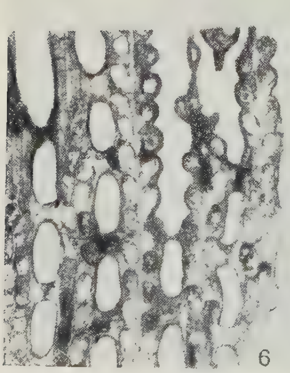
3



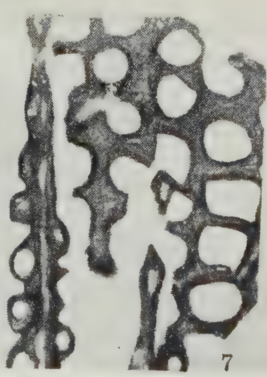
4



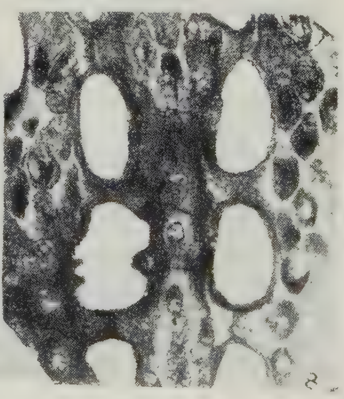
5



6



7



8

0,45—0,50 *мм*, после бифуркации — 0,20—0,25 *мм*. В момент бифуркации вклинивается третья ячейка в ряду. Петель на 10 *мм* 15—16 при ширине перекладин 0,05—0,10 *мм*. Ячеек 16—17 на 5 *мм*; форма их в среднем сечении овальная, реже неправильно округло-пятиугольная, ближе к устью овально-бобовидная. Хорошо выражена верхняя гемисепта; нижняя гемисепта наблюдается редко. Устья круглые, диаметром 0,07—0,09 *мм*; перистома с редкими бугорками, диаметр их 0,015—0,02 *мм*. На длине петли помещается 2 ячейки. Петли овальные, длиной 0,45—0,60 *мм* и шириной 0,25—0,35 *мм*. Киль невысокий с чередующимися бугорками, размер которых 0,09 × 0,05—0,10 × 0,07 *мм*. На 1 *мм* приходится 3—3,5 бугорка в ряду. Капилляры плохо сохранились, по-видимому, мелкие, частые. На неячеистой поверхности небольшие бугорки продольного расположения.

Сравнение. Описанному виду по некоторым размерам и форме ячеек наиболее близка F. symmetrica Nekhoroshev (из среднего карбона Северо-Восточного Прибалхашья, 6). Однако этот вид отличается более широкими прутьями и перекладинами и более короткими ячейками. Другой вид — нижнепермская F. parvula Trizna (13) из отложений Аша-Вавиловского района отличается значительно более широкими прутьями и перекладинами, более короткими петлями (0,40 *мм* длины) и иным строением килевой поверхности.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Пять экземпляров.

Fenestella fabalis Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2

Голотип — ПИН, № 1614/14, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь[2].

Диагноз. Основные размеры: 14—14$^1/_2$/9—10//14—15, реже 13. Сетка правильная с прямыми прутьями и удлиненно-овальными петлями. Ячейки овальные и бобовидные. Устья круглые; перистома с бугорками. Киль слабо выражен. Килевые бугорки чередующиеся. Капилляры мелкие, частые и более крупные, редкие, продольнорядового расположения.

Описание. На 10 *мм* приходится 14—14$^1/_2$ прямых прутьев, шириной 0,30—0,40 *мм*; перед бифуркацией ширина достигает 0,70 *мм*, в момент бифуркации вклинивается третья ячейка в ряду. Петель на 10 *мм*

---

[2] Fabalis *лат.* — бобовый. Название вида дано вследствие бобовидной формы ячеек.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Fenestella mergensis Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/4; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 2. Fenestella invulgata Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/12; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 3. Fenestella raricapillare Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/7; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 4. Lyrocladia mariae Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/24; тангенциальное сечение (×15); справа вверху корневой отросток; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 5. Lyrocladia longifenestrata Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/52; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 6. Hemitrypa carinata Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/25; тангенциальное сечение (×15); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Фиг. 7. Hemitrypa carinata Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/25; тангенциальное сечение в области защитной сетки, слева киль и килевые бугорки (×25).

Фиг. 8. Polypora radialisiformis Shishova, sp. nov.; голотип № 1614/30; тангенциальное сечение (×25); Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

9—10, при ширине перекладин 0,15—0,17 *мм*. Ячеек на 5 *мм* 14—15, реже 13; форма их в среднем сечении овальная и бобовидная. Хорошо сохранилась верхняя гемисепта. Устья круглые, диаметром 0,10—0,12 *мм*; перистома отчетливая с бугорками, диаметр которых 0,02—0,03 *мм*. На длине петли помещается 3, реже 2 ячейки. Петли овальные, длина их 0,85—0,90 *мм*, реже 0,65 *мм*, ширина — 0,25—0,35 *мм*. Киль слабо выражен, килевые бугорки чередующиеся; на 1 *мм* в ряду их приходится 3—3½; размер килевых бугорков 0,07—0,08 и овальных 0,10 × 0,08 *мм*. На неячеистой поверхности капилляры разбросаны без особого порядка, частые, диаметром 5—7 μ и более редкие, продольнорядового расположения, диаметром 20—25 μ.

Сравнение. Новому виду по основным размерам сетки колонии близка F. minus Sch.-Nest. (15) из нижней перми Башкирии, которая отличается немного более широкими петлями, более мелкими ячейками (14½—16 ячеек на 5 *мм*, вместо 14—15, реже 13), более толстыми их стенками и иными по форме угловатыми устьями.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Три экземпляра.

Fenestella baycalensis Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3

Голотип — ПИН, № 1614/62, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [3].

Диагноз. Основные размеры: 17—18/9—10//16—17. Сетка правильная с прямыми прутьями и удлиненно-овальными петлями. Ячейки четырехугольные и слегка пятиугольные; устья круглые; перистома гладкая, тонкая. Киль слабо выражен. Капилляры мелкие, частые.

Описание. На 10 *мм* приходится 17—18 прутьев шириной 0,35—0,45 *мм*; перед бифуркацией ширина их достигает 0,70 *мм* с вклиниванием два-три раза третьей ячейки в ряду прута. Петель на 10 *мм* 9—10, при ширине перекладин 0,15—0,20 *мм*. Ячеек на 5 *мм* 16—17; форма их четырехугольная, ближе к основанию слегка пятиугольная. На длине петли помещается 3—4 ячейки. Устья круглые, диаметром 0,10—0,12 *мм*; периостома гладкая. Петли удлиненно-овальные, длиной 0,85—0,90 *мм* и шириной 0,25—0,35 *мм*. Киль слагается низким, узким валиком; килевые бугорки неясны. Капилляры частые, однородные, расположены в межустьевых промежутках и на линии киля, диаметр их 4—6 μ; такие же капилляры на неячеистой поверхности, в более глубоких срезах прутьев, группируются в продольные струйки; ближе к периферии они разбросаны без особого порядка.

Сравнение. По форме ячеек и размерам капилляров описываемому виду наиболее близка F. monoseriata Sch.-Nest. (15) из отложений нижней перми бассейна Печоры. Однако последняя отличается более редкими прутьями, значительно широкими перекладинами и наличием килевых бугорков.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Два экземпляра.

Fenestella gutayensis Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 4

Голотип — ПИН, № 1614/59, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [4].

Диагноз. Основные размеры: 22—23(21)/17—19/19—20 (18). Мелкопетлистая сетка; прутья прямые с тонкими перекладинами. Петли оваль-

---

[3,4] Название вида дано по местонахождению голотипа.

ные и округло-четырехугольные. Ячейки пятиугольные; устья круглые, перистома с бугорками. Киль высокий; килевые бугорки однорядные. Капилляры средней величины и крупные продольнорядового расположения и редкие бугорки.

Описание. На 10 *мм* приходится 22—23, реже 21 прямых прутьев, шириной 0,20—0,30 *мм*; перед бифуракцией ширина прута достигает 0,50 *мм* с вклиниванием третьей ячейки в ряду. Петель на 10 *мм* 17—19 при ширине перекладин 0,08—0,10 *мм*. Петли овальные и четырехугольные, с округлыми углами; длина их 0,45—0,55 *мм*, ширина — 0,20—0,25 *мм*, реже 0,15 *мм*. На петле помещается 2, реже 3 ячейки; на 5 *мм* насчитывается их 19—20, редко 18. Среднее сечение ячеек пятиугольное с низкими передними и задними стенками. Устья круглые; перистома с бугорками, диаметр которых 20—25 μ. Высокий киль с однорядными бугорками, размер бугорков 0,09 × 0,06—0,14 × 0,09 *мм*; на 1 *мм* приходится 3—4 бугорка; расстояние между их центрами 0,25—0,30 *мм*. Капилляры не частые, разбросаны без особого порядка, диаметр их 12—15 μ, реже 20 μ. Вдоль середины прута неячеистой поверхности редкие бугорки, диаметром 0,03—0,10 *мм*.

Сравнение. Описанному виду по основным размерам сетки наиболее близка F. subvischerensis Sch.-Nest. (16) из касимовского яруса верхнего карбона Подмосковного бассейна, отличающаяся немного более тонкими прутьями и перекладинами и более крупными ячейками (17 ячеек на 5 *мм* вместо 19—20 на то же расстояние). Недостаточная сохранность устьевой поверхности F. subvischerensis затрудняет произвести более близкое сравнение этих видов.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Шесть экземпляров.

Fenestella stellifera Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 5, 6

Голотип — ПИН, № 1614/8; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [5].

Диагноз. Основные размеры: 16—17/11—12(13)//15—16. Сетка правильная с широкими прутьями и перекладинами. Петли овальные. Ячейки пятиугольные и неправильно угловатые; устья круглые с крышечками; перистома широкая и высокая. Киль слабо выражен; килевые бугорки однорядные, редкие. Капилляры крупные, частые и редкие бугорки.

Описание. На 10 *мм* приходится 16—17 прямых прутьев, шириной 0,25—0,35 *мм*; перед бифуркацией прутья расширяются до 0,70 *мм*, без вклинивания добавочной ячейки в ряду. Петель на 10 *мм* 11—12, реже 13, при ширине перекладин 0,15—0,17 *мм*. Ячейки пятиугольные и неправильно-угловатые; на 5 *мм* насчитывается их 15—16, а на длине петли 3, реже 2 ячейки. Устья круглые, диаметром 0,07—0,09 *мм*; перистома широкая и довольно высокая с бугорками, диаметр которых 0,02—0,03 *мм*; устьевые крышечки с зубчатыми краями. Петли овальные, длиной 0,55—0,70 *мм*, иногда достигают 0,85 *мм*, шириной 0,20—0,30 *мм*, реже 0,35 *мм*. Киль слабо выражен; килевая поверхность шириной 0,15—0,17 *мм*, обозначена частыми капиллярами, диаметром 15—25 μ; такие же капилляры расположены в межустьевых промежутках и на перекладинах. Килевые бугорки расположены вдоль килевой поверхности размером 0,12 × 0,08—0,15 × 0,10 *мм*; расстояние между их центрами 0,45—0,50 *мм*, на 1 *мм* приходится 2—$2^1/_2$ бугорка.

Сравнение. Данный вид по особенностям микроструктуры и строению устьев ячеек не имеет близких видов среди известных каменноугольных и пермских фенестелл.

---

[5] Stella *лат.*— звезда; fero *лат.*— носить. Название вида дано за наличие звездчатого строения устьевых крышечек ячеек.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Восемь экземпляров.

Fenestella annae Shishova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7

Голотип—ПИН, № 1614/6, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь[6].

Диагноз. Основные размеры 15—16/11—12/ /12—$12^{1}/_{2}$. Правильная сетка со слегка изгибающимися, довольно широкими прутьями. Ячейки округло-пятиугольные; устья немного овальные, перистома с мелкими, редкими бугорками. Киль высокий, изгибающийся с крупными, однорядными килевыми бугорками. Капилляры частые, мелкие и средней величины, на неячеистой поверхности имеются крупные бугорки.

Описание. На 10 *мм* приходится 15—16 слегка изгибающихся прутьев, шириной 0,35—0,50 *мм;* перед бифуркацией ширина достигает 0,75 *мм*, после бифуркации 0,30 *мм*. В момент бифуркации, вклинивается дополнительная ячейка в ряду. Петель на 10 *мм* 11—12, при ширине перекладин 0,17—0,20 *мм*. Ячейки в среднем сечении округло-пятиугольные, добавочная ячейка, возникающая при бифуркации, ромбической формы; на 5 *мм* насчитывается 12—$12^{1}/_{2}$ ячеек. Устья слегка овальные, диаметром 0,10—0,14 *мм*; перистома с бугорками, диаметр бугорков — 0,02—0,03 *мм*. На длине петли помещается две-три ячейки. Петли овальные, длиной 0,60—0,75 *мм*, реже 0,55 *мм*, шириной 0,25—0,35 *мм*. Киль высокий, изгибающийся, ширина его в основании 0,15—0,17 *мм*. Килевые бугорки однорядные, размером 0,12 × 0,09—0,15 × 0,13 *мм*; расстояние между их центрами 0,30—0,35 *мм*. На 1 *мм* насчитываются $2^{1}/_{2}$—3 килевых бугорка. Капилляры, наблюдающиеся в межустьевых промежутках и на линии киля, нечастые, диаметром 12—15 μ. На неячеистой поверхности капилляры густорассеянные, имеют звездчатые очертания, диаметр их 3—5 μ, более крупные капилляры 10—12 μ в диаметре, и довольно частые бугорки, размеры которых 0,05 и 0,10 × 0,08 *мм*.

Сравнение. Описанный вид по строению килевой поверхности и микроструктуре отличается от известных фенестел.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Два экземпляра.

Fenestella mergensis Shishova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1

Голотип—ПИН, № 1614/4; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь[7].

Диагноз. Основные размеры: 14—15/8/ /15—16. Крупнопетлистая сетка с прямыми прутьями и тонкими перекладинами. Петли удлиненно-четырехугольные с закругленными углами. Ячейки пятиугольные и треугольные. Устья круглые. Киль с крупными, редкими бугорками. Капилляры средней величины, нечастые.

Описание. На 10 *мм* приходится 14—15 прямых прутьев, шириной 0,20—0,30 *мм*; перед бифуркацией прутья расширяются до 0,60 *мм*. Петель на 10 *мм* — 8, при ширине перекладин 0,10—0,12 *мм*. Перекладины с ячеистой поверхности килеватые. Ячейки в среднем сечении пятиугольные, близкие к устьевой поверхности и в основании прута треугольные; на 5 *мм* приходится их 15—16, а на длине петли 4, реже 5 ячеек. Устья круглые, диаметром 0,8—0,09 *мм*; перистома с бугорками, диаметр которых 0,02—0,03 *мм*. Петли удлиненно-четырехугольные, с закругленными углами, длиной 1,10—1,15 *мм*, шириной 0,40—0,50 *мм*. Киль высокий, килевые бугорки однорядные, диаметром 0,14 × 0,10—0,17 × 0,12 *мм*. На 1 *мм* приходится около одного бугорка. Капилляры нечастые, диаметром 10—12 μ.

---

[6] Название вида дано по имени Анны Николаевны Сокольской.

[7] Название вида дано по местонахождению голотипа.

Сравнение. По основным размерам сетки и форме ячеек новому виду наиболее близка F. tenuis Sch.-Nest. (15) из нижнепермских отложений Башкирии. Однако этот вид отличается более длинными и правильно-овальными петлями, более тонким и низким килем с мелкими и частыми бугорками и более короткими ячейками (19 ячеек на 5 *мм* вместо 15—16 на то же расстояние).

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Три экземпляра.

Fenestella raricapillare Shisnova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Голотип—ПИН, № 1614/7; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [8].

Диагноз. Основные размеры: 12—13/7$^1/_2$/ /13—14. Сетка крупнопетлистая с довольно широкими и слегка изгибающимися прутьями. Ячейки пятиугольные с высокими стенками, реже треугольные. Устья круглые; перистома с бугорками. Киль волнистый. Капилляры мелкие, редкие и небольшие бугорки продольно-рядового расположения. Неячеистая поверхность прутьев килеватая.

Описание. На 10 *мм* приходится 12—13 слегка изгибающихся и часто бифуркирующихся прутьев, шириной 0,35—0,45 *мм*; перед бифуркацией вклинивается одна или две добавочные ячейки в ряду, при этом ширина прута достигает 0,75—0,85 *мм*. Петель на 10 *мм* 7$^1/_2$, при ширине перекладин 0,15—0,20 *мм*; местами ширина перекладин доходит до 0,30 *мм*. Ячеек на 5 *мм* 13$^1/_2$—14; форма их в среднем сечении пятиугольная с высокими передней и задней стенками, реже треугольная. Перед бифуркацией добавочные ячейки в ряду неправильно угловатые. На длине петли помещается три-четыре ячейки. Устья круглые, диаметром 0,12 *мм*, перистома с бугорками, диаметр которых 0,02—0,03 *мм*. В местах соединения прутьев и перекладин развиты овицеллы. Петли удлиненно-овальные, длиной 0,85—1,15 *мм* и шириной 0,30—0,45 *мм*, реже 0,25 *мм*. Киль высокий, слегка волнистый; килевые бугорки плохо сохранились. Капилляры редкие, диаметром 5—7 μ. На неячеистой поверхности мелкие бугорки продольно-рядового расположения.

Сравнение. По основным размерам сетки описанному виду наиболее близка F. specifica Sch.-Nest. (15) из отложений нижней перми Башкирии, отличающаяся главным образом своеобразным строением перистомы устьев ячеек и крупными капиллярами.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Один экземпляр.

Fenestella invulgata Shishova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Голотип — ПИН, № 1614/12, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [9].

Диагноз. Основные размеры: 11—12/7—8/ /12$^1/_2$—13$^1/_2$. Сетка правильная, прутья прямые с тонкими перекладинами. Петли удлиненно-овальные и четырехугольные с закругленными углами. Ячейки округло-пятиугольные; устья немного овальные; перистома с мелкими бугорками.

---

[8] Raricapillare *лат.*— редкокапиллярный.

[9] Invulgatus *лат.*— обыкновенный. Название вида дано за простое строение элементов колонии.

Киль высокий, широкий; килевые бугорки крупные. Капилляры крупные, редкие, продольно-рядового расположения.

Описание. На 10 *мм* приходится 11—12 прямых прутьев, шириной 0,35—0,45 *мм*, реже 0,30 *мм*. Бифуркация происходит без вклинивания добавочной ячейки в ряду. Петель на 10 *мм* 7—8 при ширине перекладин 0,15—0,17 *мм*. Ячеек на 5 *мм* $12^{1}/_{2}$—$13^{1}/_{2}$; форма их в среднем сечении пятиугольная, ближе к устьевой поверхности округло-треугольная. Устья слегка овальные, диаметром 0,12 × 0,10—0,14 ×0,12 *мм*; перистома с циклом бугорков, диаметр которых 0,02—0,03 *мм*. На длине петли помещается четыре, реже три ячейки. Петли удлиненно-овальные и четырехугольные с закругленными углами; длина их 1,10—1,20 *мм*, ширина 0,50—0,55 *мм*, местами наблюдается 0,35 *мм* ширины. Киль высокий; килевые бугорки однорядные, размером 0,07 *мм* и 0,12 × 0,09—0,14 × × 0,10 *мм*. На 1 *мм* приходится их 2—$2^{1}/_{2}$; расстояние между их центрами 0,40—0,50 *мм*. Капилляры редкие, расположены продольными рядами на линии киля и в межустьевых промежутках, диаметр капилляров 12—15 μ, реже 20 μ.

Сравнение. Описанному виду по некоторым основным размерам несколько более близка F. aff. nododorsalis Ulrichf, описанная Нехорошевым (7) из кассинских и верхнетурнейских слоев Казахстана. Однако последняя отличается более узкими прутьями, более короткими петлями, более мелкими ячейками (14—16 ячеек на 5 *мм* вместо $12^{1}/_{2}$—$13^{1}/_{2}$ на то же расстояние) и более частыми и мелкими килевыми бугорками.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Четыре экземпляра.

Род Lyrocladia Schulga-Nesterenko, 1930

Lyrocladia mariae Shishova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Голотип — ПИН, № 1614/24, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [10].

Диагноз. Основные размеры: 14—15/$6^{1}/_{2}$—7/ /15—16 (14). Боковые утолщенные прутья колоний не обнаружены. Сетка крупнопетлистая с прямыми прутьями и удлиненно-овальными петлями. Ячейки четырехугольные и слегка пятиугольные. Устья круглые с маленьким лунарием; перистома гладкая, высокая. Киль низкий, узкий; килевые бугорки однорядные, редкие. Капилляры мелкие, частые, расположены на неячеистой поверхности продольными струйками. Имеются мощные корневые выросты.

Описание. На 10 *мм* приходится 14—15 прямых прутьев, шириной 0,35—0,40 *мм* и толщиной 0,45—0,50 *мм*; перед бифуркацией ширина прутьев достигает 0,65 *мм* с вклиниванием два-три раза одной добавочной ячейки в ряду. Петель на 10 *мм* $6^{1}/_{2}$—7 при ширине перекладин 0,20—0,25 *мм*, реже 0,35 *мм*. Ячеек на 5 *мм* 15—16, иногда 14; форма их в среднем сечении четырехугольная и слегка пятиугольная с косыми передней и задней стенками. Устья круглые, диаметром 0,10—0,12 *мм*; перистома гладкая, местами наблюдаются маленькие лунарии. На длине петли помещается 4—5 ячеек. Петли удлиненно-овальные, длина их 1,10—1,35 *мм*, ширина 0,25—0,40 *мм*. Киль слагается низким валиком, обозначенным частыми капиллярами; килевые бугорки однорядные, размером 0,14 × 0,12—0,20 × 0,15 *мм*. На 1 *мм* приходится 1—$1^{1}/_{2}$ бугорка. Капилляры очень частые, сосредоточены в межустьевых промежутках и на линии киля диаметром 6—8μ, реже 10μ; такие же капилляры на неячеистой поверхности группируются в продольные струйки. На неячеистой поверхности, кроме этого, развиты мощные корневые выросты, размером 0,85 × 0,70—1,0 × 1,10 *мм*.

---

[10] Название вида дано по имени Марии Ивановны Шульга-Нестеренко.

Сравнение. По некоторым основным размерам и форме ячеек наиболее близка описанному виду L. damperovi Morozova (3) из отложений гжельского яруса верхнего карбона Донской Луки. Однако этот вид отличается более широкими прутьями и перекладинами, более мелкими и частыми килевыми бугорками и более мелкими ячейками (16—17 ячеек на 5 *мм* вместо 15—16 на то же расстояние). Нижнепермская L. permica Sch.-Nest. (15) из нижнепермских отложений Башкирии отличается более широкими прутьями и перекладинами, более мелкими и частыми килевыми бугорками и заметно более крупными ячейками. Возможно, что все эти виды родственные.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Десять экземпляров.

Lyrocladia longifenestrata Shishova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 5

Голотип — ПИН, № 1614/52, Западное Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [11].

Диагноз. Основные размеры: 10—12/3—4//13—14. Утолщенные, боковые лироподобные прутья колонии не обнаружены. Сетка крупнопетлистая с тонкими прутьями и перекладинами. Ячейки четырехугольные и слегка пятиугольные. Устья круглые; перистома гладкая. Киль низкий, узкий. Капилляры мелкие, частые.

Описание. На 10 *мм* приходится 10—12 слегка изогнутых прутьев, шириной 0,35—0,40 *мм*. Бифуркация происходит без образования добавочной ячейки в ряду. Петель на 10 *мм* 3—4 при ширине перекладин 0,15—0,25 *мм*, реже 0,25 *мм*. Ячеек на 5 *мм* 13—14; форма их в среднем сечении четырехугольная и слегка пятиугольная. Устья круглые, диаметром 0,12—0,14 *мм*; перистома гладкая, тонкая, местами с маленьким лунарием, обращенным к основанию колонии. На длине петли помещается 6—7 ячеек. Петли удлиненно-четырехугольные с закругленными углами, длиной 2,15—2,70 *мм* и шириной 0,55—0,70 *мм*, иногда ширина петли достигает 0,75 *мм*. Киль слагается узким, низким валиком; килевые бугорки неясные. Капилляры густо разбросаны в межустьевых промежутках и на линии киля, диаметром 5—7 μ; такие же капилляры на неячеистой поверхности группируются продольными струйками.

Сравнение. По некоторым особенностям внутреннего строения данному виду наиболее близка L. angusticlada Sch.-Nest. (15) из отложений нижней перми Башкирии. Однако последняя отличается более узкими прутьями, более широкими перекладинами, более короткими петлями и немного более мелкими ячейками (14—15 ячеек на 5 *мм*, вместо 13—14) и иным бугорчатым килем.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Пять экземпляров.

Род Hemitrypa Phillips, 1841

Hemitrypa carinata Shisnova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 6, 7

Голотип — ПИН, № 1614/25; Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [12].

Диагноз. Основные размеры: 18—19/14—16//17—18. Прутья и перекладины широкие. Петли овальные. Ячейки четырехугольные и слегка пятиугольные; устья немного овальные; перистома с циклом бугорков. Высокий киль с бугорками. Капилляры мелкие, частые и небольшие; бугорки продольно-рядового расположения.

---

[11] Longus *лат.*— длинный; fenestra *лат.*— отверстие. Название вида дано вследствие длинных петель сетки колонии.

[12] Carina *лат.*— киль. Название вида дано вследствие килеватости неячеистой поверхности.

Описание. Имеющиеся обломки колоний размером 20 × 15—45 × × 50 *мм*, веерообразной и воронковидной формы. Прутья прямые, на 10 *мм* приходится их 18—19, шириной 0,35—0,45 *мм*. Перед бифуркацией три раза вклиниваются две дополнительные ячейки в ряду, при этом ширина прута достигает 0,60—0,70 *мм;* после бифуркации — 0,25—0,30 *мм*. Петель на 10 *мм* 14—16, редко $12^1/_2$ при ширине перекладин 0,15—0,25 *мм*. Ячейки в среднем сечении округло-четырехугольные, ближе к основанию прута слегка пятиугольные; на 5 *мм* насчитывается 17—18 ячеек. Устья круглые, диаметром 0,10—0,12 *мм;* перистома с редкими бугорками, диаметр которых 12—15 μ. На длине петли помещается две, реже три ячейки. Петли овальные, длиной 0,40—0,60 *мм* и шириной 0,20—0,25 *мм*, реже 0,15 *мм*. Киль высокий, ширина его в основании 0,10—0,12 *мм;* килевые бугорки в сечении размером 0,15 × 0,10—0,25 × 0,12 *мм;* на 1 *мм* приходится их $2\frac{1}{2}$—3. Расстояние между центрами бугорков 0,25—0,55 *мм*. Килевые бугорки, разрастающиеся в килевые выросты — «столбики», поддерживают защитную сетку. Отверстия защитной сетки, расположенные в шахматном порядке над устьями, круглые или слегка овальные, диаметром 0,20—0,25 *мм*. Число их соответствует числу устьев ячеек основной сетки. Толщина колонии 0,75—0,90 *мм;* толщина оснований ячеек 0,10—0,25 *мм;* толщина защитной сетки 0,20—0,25 *мм*. Капилляры частые, разбросанные без особого порядка, диаметром 5—7 μ, реже 10 μ; среди капилляров наблюдаются редкие бугорки продольно-рядового расположения, диаметром 0,02—0,03 *мм*. Неячеистая поверхность прутьев продольно-ребристая.

Сравнение. Новому виду по размерам элементов колонии и особенностям микроструктуры нет близких представителей среди известных девонских и нижнекаменноугольных хемитрип.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Пять экземпляров.

Род Polypora McCoy, 1845

Polypora radialisiformis Shishova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 8

Голотип — ПИН, № 1614/30, Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь [13].

Диагноз. Основные размеры: 15—16/13—14//15—16. Мелкопетлистая сетка со слегка изгибающимися прутьями и овальными петлями. Число рядов ячеек на пруте 2—4. Ячейки округло-шестиугольные и округло-пятиугольные, реже ромбические. Устья круглые с крышечками лучистого строения; перистома высокая с циклом мелких бугорков. Капилляры мелкие, редкие и более частые крупные, разделенные между собой тонкими продольными валиками.

Описание. На 10 *мм* приходится 15—16 слегка изгибающихся прутьев, шириной 0,35—0,45 *мм*. Перед бифуркацией ширина прута достигает 0,50—0,70 *мм*, после бифуркации — 0,30 *мм*. Петель на 10 *мм* 13—14 при ширине перекладин 0,17—0,20 *мм*. Ячейки в среднем сечении округло-шестиугольные, реже ромбические, на краях прутьев округло-пятиугольные; число их на 5 *мм* 15—16. Диаметр круглых устьев 0,08—0,10 *мм;* перистома высокая с циклом бугорков, диаметр их 0,015—0,02 *мм*. Хорошо сохранились устьевые крышечки ячеек лучистого строения. Петли овальные, длиной 0,50—0,60 *мм*, шириной 0,25—0,30 *мм*, реже 0,20 *мм*.

---

[13] Название вида указывает на близкое сходство с Polypora radialis Ulrich.

Капилляры двух типов: редкие, диаметром 5—7 μ, частые, диаметром 15—20 μ. Вокруг них развиты тонкие валики, их окантовывающие. Капилляры расположены неправильными продольными рядами.

Сравнение. Описанному виду по некоторым основным размерам, числу рядов ячеек на пруте и строению устьевых крышечек ячеек наиболее близка P. radialis Ulrich (20) из слоев кеокук нижнего карбона Сев. Америки. Однако последняя отличается более частыми прутьями, более короткими петлями и значительно более мелкими ячейками (20 ячеек на 5 *мм* вместо 15—16). Кроме того, в описании американского вида не указаны ни форма ячеек, ни микроструктура. Отсутствие этих данных затрудняет их сопоставление. Возможно, что эти виды близкие.

Местонахождение и геологический возраст. Забайкалье, р. Мергень; нижняя пермь, гутайская свита.

Материал. Три экземпляра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Канищев А. Д. О верхнепалеозойской фауне р. Чикой. Бюлл. Читинск. геол. упр. и научн. горн. общ., № 4, стр 17—31. 1958.
2. Козубова Л. А. и Куликов М. В. Новые данные о пермских отложениях Западного Забайкалья. Докл. АН СССР, т. 121, № 4, 1958.
3. Морозова И. П. Каменноугольные мшанки Среднего Дона. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 58, 1955.
4. Нехорошев В. П. Верхнепалеозойские мшанки Колымского края. Колымская геол. экспедиция 1929—1930 гг. Тр. Совета по изучению производит. сил АН СССР, сер. якутская, вып. 24, 1935.
5. Нехорошев В. П. Девонские мшанки Алтая. Палеонтология СССР, изд. АН СССР, т. 3, ч. 2, вып. 1, 1948.
6. Нехорошев В. П. Каменноугольные мшанки Северо-Восточного Прибалхашья. Изд. АН КазахССР, Алма-Ата, 1948.
7. Нехорошев В. П. Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, Изд. АН СССР, 1953.
8. Нехорошев В. П. Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, т. 13, нов. сер., 1956.
9. Никифорова А. И. Каменноугольные отложения Средней Азии. Материалы к познанию нижнекаменноугольных мшанок Туркестана. Тр. Всес. геол.-разв. объед., вып. 207, 1933.
10. Никифорова А. И. О находке рода Hemitrypa в нижнем карбоне Урала. Ежег. Всерос. палеонт. о-ва, т. 10, 1935.
11. Сарычева Т. Г. и Сокольская А. Н. О каменноугольных и пермских комплексах брахиопод некоторых районов Южной Сибири и Алтая. Материалы к познанию фауны и флоры СССР (МОИП). Отд. геол., бюлл. № 6, 1959.
12. Толстых А. Н. Новые данные о пермских мшанках Западного Верхоянья. Тр. Якутского фил. АН СССР, сер. геол., сб. 4, 1959.
13. Тризна В. Б. Новые виды мшанок семейства Fenestellidae и Acanthocladiidae предгорной полосы Башкирии. Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та, сер. А, вып. 115, 1939,
14. Тризна В. Б. Раннекаменноугольные мшанки Кузнецкой котловины. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, вып. 122, 1958.
15. Шульга-Нестеренко М. И. Нижнепермские мшанки Урала. Палеонтология СССР, изд. АН СССР, т. 5, ч. 5, вып. 1, 1941.
16. Шульга-Нестеренко М. И. Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 32, 1951.
17. Lonsdale W. In Strzelecki's physical description of New South Wales and Van Diemen's Land, London, 1845.
18. Phillips J. Figures and descriptions of the Paleozoic fossils of Cornwall, Devon and West Somerset, vol. XII, London, 1841.
19. Reed Cowper F. R. New fossils from the Productus limestones of the Salt-Range, with notes of other species. Mem. Geol. Surv. India, new. ser., Palaeont. Indica, vol. XVII, 1931.
20. Ulrich E. O. Paleozoic Bryozoa. Geol. Surv. Illinois, vol. VIII, 1890.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
4 XII 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Р. Л. МЕРКЛИН

О НОВОМ ВИДЕ КАРДИИД ИЗ ВЕРХНЕГО ОЛИГОЦЕНА ПРИАРАЛЬЯ

В 1955 г. А. Н. Слюсарев передал мне образец ракушника из останца в районе колодца Жамантакыр (северо-восточные Кызыл-Кумы) с ядрами своеобразных крупных кардиид. В том же году Р. Г. Гарецкий обнаружил обломки раковин того же вида к югу от урочища Кызыл-булак на северо-западном берегу Аральского моря в толще песков, залегавшей между породами чиликтинской и аральской свит. Вместе с упомянутыми кардиидами там был встречен комплекс морских моллюсков (Cyprina, Isocardia, Panope, Thracia и др.), среди которых преобладали раковины крупных массивных Aloidis helmerseni (Mikh.) (прежнее название рода Corbula). Общий состав комплекса и стратиграфическое положение слоев с Cardium указывали на их верхнеолигоценовый возраст и вероятное соответствие чаграйской свите Приаралья. Последующие исследования А. Л. Яншина, Р. Г. Гарецкого и автора этих строк подтвердили это предположение и позволили открыть ряд местонахождений той же фауны весьма хорошей сохранности. Выяснилось, что упомянутый вид был впервые обнаружен на восточном чинке Устюрта более 100 лет назад Ф. И. Базинером, кратко изображен и описан Г. Гельмерсеном (2) как Cardium edule L. Однако от C. edule олигоценовая форма помимо значительно более крупных размеров резко отличается по ряду морфологических признаков и принадлежит новому виду, названному Cardium levinae по имени геолога Е. Левиной, впервые обнаружившей его местонахождение в Кызыл-Кумах. В 1956 г. C. levinae был определен из сборов Б. З. Урецкого близ Серного завода в Заунгузских Каракумах. В 1957 г. слои с C. levinae были прослежены А. Л. Яншиным и Р. Г. Гарецким до урочища Кинтыкче, а в 1959 г. автором до колодца Киньяк, в 40 *км* к северу от мыса Актумсук вдоль восточного чинка Устюрта. По материалам Б. З. Урецкого, И. С. Плещеева и Ю. М. Клейнера установлено присутствие слоев с C. levinae на значительной площади Северного Устюрта вплоть до Мынсуалмаса. В материалах Н. С. Волковой из низов ольгинской свиты Ергеней также был обнаружен экземпляр C. levinae.

Таким образом, в последнее время удается проследить распространение особой фаунистической зоны в отложениях верхнего олигоцена на большой площади Приаралья и Устюрта. Эта зона, наиболее характерной формой которой является C. levinae, отражает преимущественно мелководные, часто береговые фации, выраженные главным образом железистыми песчаниками, песками, ракушниками и песчанистыми глинами. Нам представляется, что зона с C. levinae для удобства пользования должна быть выделена в особый стратиграфический горизонт, который мы предлагаем называть байгубекским. Этот горизонт по существу маркирует большую часть верхнего олигоцена и сопоставляется с континентальной чаграйской свитой.

Разрез третичных отложений урочища Кызыл-булак с указанием на стратиграфическое положение слоев с C. levinae описан в статье Гарецкого, Мерклина, Яншина (1). Большое биостратиграфическое значение C. levinae вынуждает опубликовать описание этого вида до обработки всего комплекса.

Cardium (Cerastoderma) levinae Merklin, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1, 2

Cardium edule: Helmersen, 1845, стр. 6, табл. I, фиг. 6.
Cardium (Cerastoderma) levinae sp. nov., nom. nud.: Гарецкий, Мерклин, Яншин, 1958, стр. 102.

Голотип — ПИН, № 1470/1, урочище Кинтыкче, восточный чинк Устюрта; верхний олигоцен, байгубекский горизонт.

Диагноз. Раковины крупные, до 70 *мм* длины, массивные, равностворчатые, яйцевидно-трапецеидальные, позади усеченные и слабо зияющие. На переднем поле 21—22 треугольных (в сечении) и ступенчатых ребра. Уплощенные плечи ребер отделены от ската слабой бороздой. Межреберные промежутки имеют вид резкой и узкой продольной борозды между плечами ребер. На заднем поле 4—5 более слабо выраженных ребер. Внутренние края створок резко зазубрены.

Описание. Раковины крупные, толстостворчатые, слабо неравносторонние (коэффициент неравносторонности равен примерно 0,45) с широкой выступающей макушкой, повернутой и слегка сдвинутой вперед. Наибольшая выпусклость (коэффициент выпуклости равен 0,35—0,40) приходится на центральное поле в средней части. Киль округлый, закилевое поле крутопадающее, почти под прямым углом. Передний край округлый, составляющий с брюшным единую дугу. Задний край спрямленный и несколько усеченный, часто со слабым зиянием.

На центральном и переднем поле расположены 21—22 сравнительно широких радиальных ребра, более широких впереди и близ киля и уплощенных в центральной части. В сечении ребра двуступенчатые, вверху в виде равнобедренного треугольника с крутыми скатами (40—50°), ниже вторая ступень, представленная более пологими плечами, отделенными слабо намеченными бороздами. Межреберные промежутки узкие и представлены лишь весьма характерной для этих форм резкими бороздами между плечами соседних ребер. На закилевом поле 4—5 постепенно сглаживающихся ребер с широкими промежутками, в которых борозды отсутствуют.

Замок массивный, на правой створке из 2 кардинальных, парных передних боковых и одного заднего бокового зубов. На левой створке задний кардинальный зуб выражен в виде слабого гребня, отделенного от связочной подпорки (нимфы) отчетливым желобком. Передний кардинальный зуб и передний боковой массивные, позади лишь глубокая борозда для опистодетной связки, у взрослых форм продолжающаяся впереди макушки. Отпечатки аддукторов очень крупные, грушевидные, часто со слоем гипостракума. Мантийная линия толстая, простая. Внутренние края глубоко зазубрены, желобчатые; внутренняя поверхность створок гладкая или со слабой отраженной скульптурой в виде продолжения краевых желобков.

Размеры	голотип № 1470/1	экземпляр № 1470/2	экземпляр № 1470/3	экземпляр № 1470/4
Длина, *мм*	68	61	56	47
Ширина, *мм*	59	53	50	44
Коэф. удлинения	0,85	0,86	0,89	0,90
Коэф. неравносторонности	0,45	0,44	0,41	0,42
Выпуклость, *мм*	24	22	20	19
Коэф. выпуклости	0,35	0,36	0,35	0,40

Изменчивость. Молодые формы более округлые с коэффициентом удлинения, приближающимся к 1,0, как правило, гладкие изнутри.

У взрослых и наиболее крупных экземпляров более резко выражены массивность, оттянутая вперед передняя часть раковины, становящейся более неравносторонней, появляется впереди макушки бороздка для дополнительной связки. Наличие отраженной скульптуры на внутренней стороне раковины также характерно для наиболее крупных форм.

Сравнение и общие замечания. Наш вид внешне по общей форме несколько напоминает Cerastoderma edule L., однако по характеру скульптуры резко от него отличается. Никаких чешуек или шипов на ребрах не было замечено, но на некоторых прикилевых ребрах наблюдается иногда бороздка, проходящая по гребню ребра, со следами шипов. Все же нельзя определенно утверждать, что эти ребра несли шипы, так как от них самих ничего не сохранилось. Мне не удалось в литературе найти описание форм, близких к C. levinae. Возможно этот вид мигрировал из более южных районов.

Геологический возраст и распространение. Верхний олигоцен (?хатт — аквитан) Кызылкумов, Заунгузья, Приаралья, Устюрта, ? Ергеней.

Местонахождение. Колодец Жамантыкыр, Кызылкумы (материал А. Н. Слюсарева) — около 20 экз., Серный завод, Заунгузские Каракумы (материалы Б. З. Урецкого); урочище Кызылбулак (материалы автора и Р. Г. Гарецкого) — около 100 экз.; урочище Кинтыкче (материалы автора) — около 150 экз.; Сам (материалы И. С. Плещеева) — 3 экз.; Мынсуалмас (материалы Ю. М. Клейнера) — 20 экз.

ЛИТЕРАТУРА

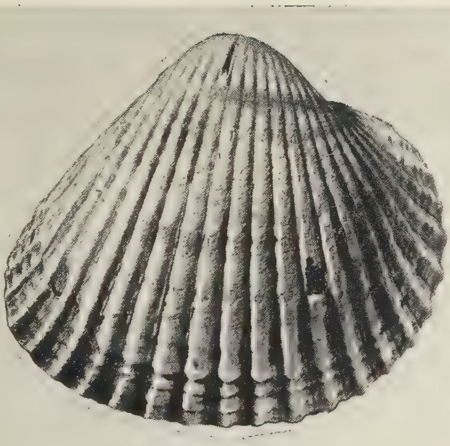
1. Гарецкий Р. Г., Мерклин Р. Л. и Яншин А. Л. Морские нижнемиоценовые отложения в Приаралье. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 33, № 6, 1958.
2. Helmersen G. Über geognostische Beschaffenheit des Ustürt und insbesondere dessen östlichen Abfallen zur Atalsee. Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Sci. St.-Petersburg., Bd. IV, Nr 1—2, 1845.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

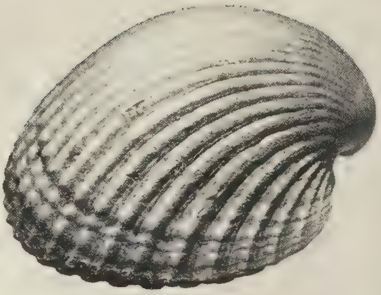
Статья поступила в редакцию
14 XII 1959

Объяснение к таблице VII

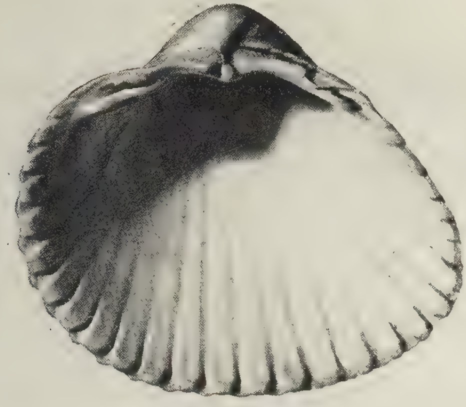
Фиг. 1—2. Cardium (Cerastoderma) levinae Merklin, sp. nov.; урочище Кинтыкче, северо-восточный чинк Устюрта; верхний олигоцен, байгубекский горизонт; 1 — правая створка, голотип № 1470/1: 1а — вид снаружи; 1б — вид изнутри; 1в — вид спереди; видны ступенчатые ребра и бороздчатые межреберные промежутки; 1г — вид со стороны заднего килевого поля; 2 — левая створка, экз. № 1470/2: 2а — вид снаружи; 2б — вид изнутри.



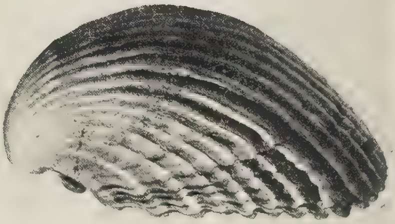
1а



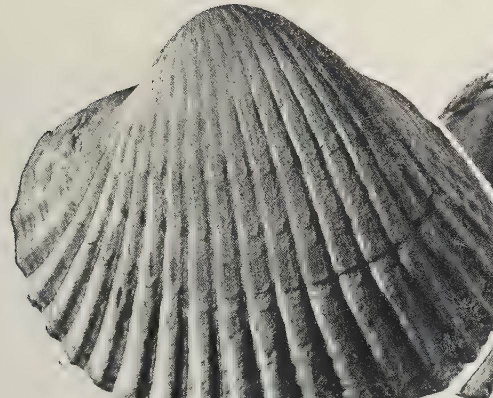
1в



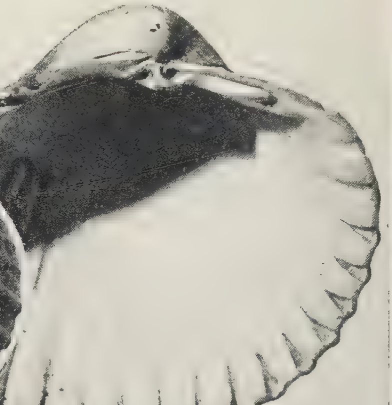
1б



1г



2а



2б

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Э. И. ВОРОБЬЕВА

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ КИСТЕПЕРЫХ РЫБ PANDERICHTHYS ИЗ ДЕВОНА СССР

Настоящая статья написана в результате изучения фрагментарных остатков кистеперых рыб франского и фаменского ярусов Главного девонского поля на территории СССР.

Название Panderichthys впервые было предложено В. Гроссом (6) для зубов, описанных Х. Пандером (11). В роде Panderichthys Гроссом были выделены два вида: Panderichthys rhombolepis и Panderichthys bystrowi (6). К первому Гросс отнес остатки нижней челюсти и чешуи из гауйских и подснетогорских слоев прибалтийского верхнего девона, описанные им ранее (3, 4, 5) под названием Cricodus rhombolepis. Ко второму отнесены передний конец нижней челюсти и чешуи из верхов девона кетлерской свиты Латвии.

Новый материал по Panderichthys, в частности не известный до сих пор передний конец черепа, значительно пополнил наши знания об особенностях строения и стратиграфическом распространении этого рода, чешуи и зубы которого довольно часто встречаются в девоне Союза. Выделяется новый вид, Panderichthys stolbovi, из шелонско-ильменских слоев на р. Сясь. Диагнозы двух видов, описанных Гроссом, дополнены и уточнены. На основе новых материалов дается описание рода Panderichthys и затронут вопрос о его систематическом положении.

Род Panderichthys Gross, 1941

Cricodus: Gross, 1930, стр. 27—30 (pars).
Polyplocodus: Pander, 1860, стр. 82, 84, 86; Rohon, 1889, стр. 49; Gross, 1933, стр. 53; 1936, стр. 135; Bystrow, 1939, стр. 324.
Panderichthys: Gross, 1941, стр. 30.

Тип рода — Panderichthys rhombolepis Gross, 1941; гауйские и подснетогорские слои верхнего девона Прибалтики.

Описание. Крупные рыбы (до 2 *м* длины) с уплощенной широкорылой головой (рис. 1). Скульптура на костях черепа и ромбических чешуях может быть представлена костными бугорками и гребнями, нередко образующими ячеи. Ростр широкий и длинный. Носовые капсулы отделены друг от друга широкой межносовой областью заключающей переднюю (этмоидную) часть мозговой полости (рис. 3). Отверстие передней наружной ноздри сильно сдвинуто назад и находится в углу maxillare. На задненосовой стенке носовая полость открывается в орбиту одним большим отверстием — fenestra nasalis posterior communis. Дно носовой капсулы хорошо развито. Задний край его имеет две выемки, разделенные выступом: медиально — для хоанального отверстия, латерально — для отверстия, наружной задней ноздри. Processus intermedius не развит. Fossa apicalis длинная. Ширина ее менее чем в 2 раза превосходит длину. Задняя треть fossae apicalis разделена мощным сошниковым отростком. Она сообщалась с ротовой полостью посредством непарного межсошникового и парного сошникового протоков. Сочленовная поверхность для апикального отростка partis autopalatinae palato-quadrati карманообразна. Нижняя челюсть довольно высокая, длина ее приблизительно в 4 раза больше высоты. Короноиды высокие и выдаются над озубленным краем dentale. Передний отросток первого короноида граничит с praearticulare. Второй короноид лишен мелких краевых зубов. Передний расширенный конец dentale несет два клыкоподобных зуба, диаметр основания которых равен диаметру основания первого короноидного клыка. Supraangulare не достигает нижнего края заднего конца челюсти — последний образован articulare. Скульптурная площадка praearticulare начинается на уровне второго короноида. Суставная поверхность articulare вытянута вдоль челюсти, наклонена довольно круто назад и почти не видна медиально. Меккелева кость образует дно только первой короноидной ямы. Клыки имеют форму слегка изогнутых конусов, с овальным или округлым сечением оснований. Боковые гребни на клыках либо отсутствуют, либо очень слабо развиты, в последнем случае они тупые и выражены только в средней части зуба. Основания малых челюстных зубов могут быть округлые (молодые зубы) и овальные (зубы более поздних генераций). Наружная поверхность зубов несет сравнительно редко расположенные продольные борозды, которые отсутствуют в верхней половине зуба и у его вершины. Микростроение зубов полиплокоидного типа (2): цемент, окружающий основание зубов, не заходит обычно глубже, чем на половину или две трети длины щели между первичными складками и никогда не проникает между их боковыми ответвлениями (вторичными складками). Полость пульпы малых челюстных зубов всегда свободна. В клыках она частично (у основания и вершины) заполняется цементно-дентиновыми перекладинами.

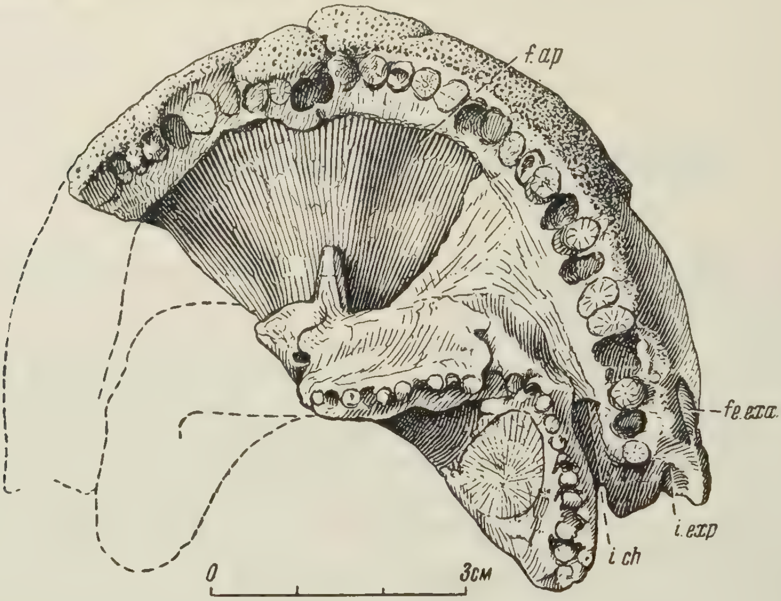


Рис. 1. Передний конец черепа Panderichthys stolbovi Vorobjeva, sp. nov., снизу, голотип ПИН, № 54—169: *f. ap* — fossa apicalis; *fe. exa* — fenestra exonarina anterior; *i. ch* — incisura choanalis; *i. exp* — incisura exonarina posterior

Замечания. Описание рода составлено в основном по ископаемым остаткам, изученным самим автором. Кроме того, включены данные Гросса (6) относительно строения остатков нижней челюсти P. rhombolepis и переднего конца нижней челюсти P. bystrowi. Учтены краткие замечания Гросса относительно скульптуры покровных костей, чешуй и внешнего облика зубов этих видов. Описание микростроения зубов основано на шлифах, изготовленных Быстровым (по P. stolbovi), который предложил термин «полиплокоидный тип» микростроения (2), и шлифах, сделанных автором из зубов всех трех видов Panderichthys. Описание черепа дано на основе найденного впервые переднего конца черепа P. stolbovi sp. nov.

Видовой состав, распространение и возраст. Panderichthys rhombolepis Gross: Латвия (реки Рауна, Цесис, Брасла), Литва (р. Армона), Эстония (Вастселиина), Ленинградская область (р. Оредеж); гауйские, подснетогорские, снетогорские слои верхнего девона; Panderichthys stolbovi sp. nov.: реки Сясь, Мста, Свирь; средние слои франского яруса — шелонские, надснежские, надсмотьино-ловатские; Panderichthys bystrowi Gross: Латвия (р. Вента у Кетлери, р. Скуене), Орловская область (р. Цон ниже Сабурова и д. Нижне-Щекотихино); верхние слои фаменского яруса — светеская (h_2) и кетлерская (h_5) свиты Латвии, орловско-сабуровские и данково-лебедянские слои Орловской области.

Panderichthys rhombolepis Gross, 1941

Cricodus rhombolepis: Gross, 1930, стр. 27—30.
Poleplocodus rhombolepis: Gross, 1933, стр. 53; 1936, стр. 135.
Panderichthys rhombolepis: Gross, 1941, стр. 30, рис. 18A.

Голотип — коллекция Геолого-палеонтологического ин-та Берлинского университета, f102, передний конец нижней челюсти; Латвия, р. Гауя, у Эрмани; гауйские слои (3, табл. 3).

Диагноз. Скульптура на костях черепа и чешуях обычно бугорчатая, реже ячеистая. Площадка dentale медиально от основания первого и второго клыкоподобных зубов гладкая. Входные отверстия canalis articularis и canalis praearticularis располагаются по обе стороны нижнего края articulare, напротив друг друга. Клыки с довольно сильно загнутыми тупыми вершинами, с овальным сечением оснований. Малые челюстные зубы прямые, со слегка загнутыми вершинами, сравнительно толстые: высота их превосходит длину наименьшего диаметра основания в 2—2,3 раза. Наружная поверхность зубов несет хорошо выраженную бороздчатость, которая отсутствует только вблизи их вершин. Полиплокоидные складки появляются впервые в зубах, наибольший диаметр основания которых не менее 2,5—2,8 *мм*.

Описание. Скульптура на покровных костях черепа, по-видимому, чаще бугорчатая (5). Но бугорки могут соединяться по 2—5 в короткие извитые гребни (образец с р. Браслы ПИН, № 54—184), а иногда даже образовывать ячеи (кусок челюсти с р. Оредеж, ПИН, № 54—169а).

Чешуя. Имеется 29 чешуй этого вида из разных местонахождений. Размеры их колеблются от 0,5 до 1,3 *см* в поперечнике. Скульптура представлена бугорками, кроме одной, где бугорки слились основаниями в тонкие высокие гребни, образующие подобие ячей.

Микростроение зубов. При диаметре в 2 *мм* поперечное сечение основания зуба круглое. Овальное сечение имеют основания зубов с наибольшим диаметром 2,3 *мм* ($d_1 = 2,3$ *мм*). В таких зубах складки простые — без боковых ответвлений. Цемент, окружающий основание зуба, заходит в щели между складками неглубоко. В крупных челюстных зубах ($d_1 = 2,8$ *мм*, 3 *мм* и 3,5 *мм*) большинство первичных складок имеют боковые ответвления (становятся типично полиплокоидными), причем число таких ответвлений (вторичных складок) не превышает 4, чаще 3. Цемент проникает не глубже, чем на половину длины щели между первичными складками.

Замечания. Диагноз и описание этого вида, составленные Гроссом (6), расширены и дополнены за счет новых данных по скульптуре покровных костей, чешуй и внешнему облику зубов. Микростроение зубов дается впервые. Описание нижней челюсти см. у Гросса (6).

Географическое распространение. Главное девонское поле. Латвия (реки Брасла, Рауна, Цесис), Литва (р. Армона), Эстония (Вастселиина), Ленинградская область (р. Оредеж — у Красной Слуды, Горыни, Ям-Тесово и Милодежа).

Геологический возраст. Гауйские, подснетогорские и снетогорские слои франского яруса верхнего девона.

Исследованный материал. 1) Сборы Д. В. Обручева, 1929: р. Оредеж у Ям-Тесово — обломок челюсти с зубами, ПИН, № 54—169а, чешуи, зубы; р. Брасла — фрагмент челюсти с зубами, ПИН, № 54—184, чешуи; р. Оредеж у Красной Слуды, Горыни и Милодежа — чешуи, ПИН № 54—162. 2) Сборы Д. В. Обручева, 1951: Латвия (р. Цесис), Эстония (Вастселиина) — чешуи, ПИН, № 54—167. 3) Сборы В. Н. Талимаа, 1958: р. Рауна — чешуи, обломки костей, зубы, ПИН, № 54—167а. 4) Сборы В. Н. Талимаа и Э. И. Воробьевой, 1955: Литва (р. Армона) — зубы, Эстония (Вастселиина) — чешуи, ПИН, № 54—168.

Panderichthys stolbovi Vorobyeva, sp. nov.

Рис. 1, 2, 3

Polyplocodus sp.: Bystrow, 1939, стр. 324.

Голотип — ПИН, № 54—169, передний конец черепа; д. Столбово на р. Сясь; шелонские слои франского яруса.

Диагноз. Костные бугорки на костях головы редко самостоятельны, гораздо чаще сливаются, образуя ячеи. Скульптура на чешуях представлена округлыми ячеями с толстыми валикоподобными стенками. Входное отверстие canalis praearticularis находится вблизи нижнего края praearticulare, несколько позади входного отверстия canalis articularis, расположенного на нижнем крае articulare. Клыки имеют форму слегка изогнутых конусов с круглым на всех уровнях сечением. Полиплокоидные складки появляются впервые в зубах диаметром основания 1,5 *мм.*

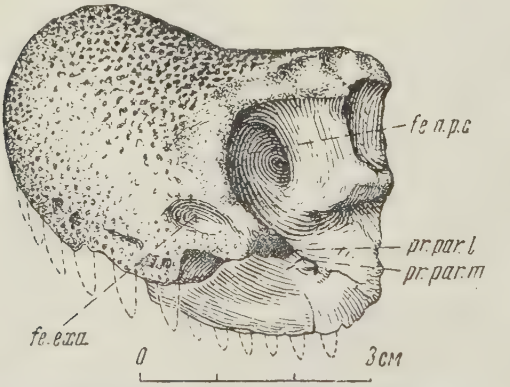


Рис. 2. Передний конец черепа Panderichthuys stolbovi Vorobjeva, sp. nov. сбоку, голотип ПИН, № 54—169: *f. exa* — fenestra exonarina anterior; *fe.* n. p. c — fenestra nasalis posterior communis; *pr. par. l* — processus parachoanalis lateralis; *pr. par. m* — processus parachoanalis medialis

Описание. Скульптура покровных костей чаще ячеистая. Ячеи разной формы. Стенки их обычно валикообразные, но могут распадаться на отдельные бугорки, которые подчас сливаются основаниями в укороченные червеобразные либо длинные продольные гребни. В последнем случае могут сливаться между собой и вершины бугорков. Вариации скульптуры покровных костей хорошо видны на трех обломках, представляющих задние концы нижних челюстей (ПИН, № 54—170, 171, 172). На одном из них (ПИН, № 54—170), длиной 75 *мм* ($l=75$ *мм*), ячеистость скульптуры выражена очень слабо, преобладают отдельные бугорки, которые в нижней части челюсти сливаются в продольные гребни. На другом (ПИН, № 54—171), $l=55$ *мм*, скульптура в целом ячеистая, но стенки ячей нередко образованы отдельными бугорками, а в нижней части челюсти — продольными гребнями из слившихся бугорков, вершины которых обычно остаются самостоятельными. На третьем обломке (ПИН,

№ 54—172) скульптура ячеистая, ячеи преимущественно округлой либо овальной формы. Стенки их валикообразные, но иногда образованы отдельными бугорками. На крыше черепа (ПИН, № 54—169) скульптура также ячеистая. Ячеи разной формы (чаще округлой), стенки их довольно высокие, валикообразные, изредка образованы отдельными бугорками. По переднему краю черепа ячеи более мелкие и менее глубокие. На обломке нижней челюсти в области второго короноида (ПИН, № 54—173) скульптура нижней части ячеиста. Выше стенки ячей становятся разорванными — скульптура представлена отдельными бугорками и короткими червеобразными гребнями из 2—5 бугорков, слившихся основаниями.

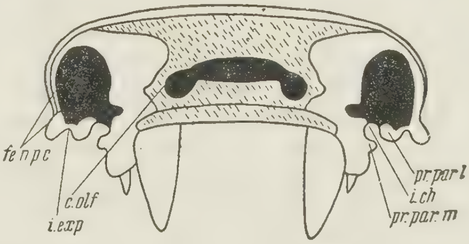


Рис. 3. Передний конец черепа Panderichthys stolbovi Vorobyjeva, sp. nov. сзади, голотип ПИН, № 54—169; *c. olf* — canalis olfactorius; *fe. n. p. c* — fenestra nasalis posterior communis; *i. exp* — incisura exonarina posterior; *i. ch* — incisura choanalis; *pr. par. l* — processus parachoanalis lateralis, *pr. par. m* — processus parachoanalis medialis

Чешуи. Судя по имеющимся единичным экземплярам из разных местонахождений на р. Мста скульптура на чешуях могла быть представлена мелкими ячеями округлой формы, с толстыми низкими валикоподобными стенками.

Череп. Длина ростра 42 *мм*. Ширина черепа в области ноздрей 90 *мм*. Этмоид низкий (отношение ширины его к высоте 11 : 3), с плоской дорзальной поверхностью. Этмоидная полость окружена толстыми стенками эндокрания и имеет узкий просвет (рис. 3). Она начинается на уровне передней границы носовых капсул. Отходящий от нее латерально ольфакторный канал очень короткий. Передние ноздри щелевидны, смещены сильно назад и расположены вблизи орального края черепа, в углу maxillare (рис. 1). Кривизна рыла между ноздрями составляет 200°. Fossa apicalis большая. Ширина ее менее чем в 2 раза превышает длину. Сошники образуют хорошо развитый отросток — processus intervomeralis, подразделяющий заднюю треть fossae apicalis. Апикальные отверстия (непарное среднее и парное боковое) расположены вблизи передней границы fossae apicalis. Входное отверстие непарного межсошникового протока находится в нижней половине шва между вертикальными озубленными пластинами сошников. В основании последних по обеим сторонам сошникового отростка проходил парный сошниковый канал canalis vomeralis. Маленькая карманообразная поверхность для апикального отростка partis apicalis palato-quadrati находится на границе заднего края вертикальной озубленной пластины сошников с вентральной поверхностью эндокрания. Дно носовых капсул хорошо развито. Задний край его имеет две выемки: медиальную для хоаны и латеральную для задней ноздри. Processus intermedius не выражен. Носовая полость открывается в глазницу единственным большим отверстием — fenestra nasalis posterior communis (рис. 2, 3). Границы костей на дорзальной поверхности черепа неразличимы. Латерально по ним проходит парный надглазничный канал (canalis suborbitalis) системы боковой линии.

Нижняя челюсть по размерам соответствует нижней челюсти Panderichthys rhombolepis (приблизительно 24 *см* в длину). Имеется только задний конец и участок на уровне второй короноидной ямы. Сочленовная поверхность articulare обрывается круто назад и почти не видна медиально. Она вытянута вдоль челюсти так, что длина ее в 2 раза превышает ширину. Вентральная поверхность articulare имеет небольшой выступ, который выдается из-под supraangulare, образуя с нижним краем supraangulare неглубокий желоб. Верхний задний угол supraangulare занят гладкой площадкой, перекрываемой quadrato-jugale. В нижнем заднем углу supraangulare открывается canalis mandibularis, который проходит вдоль медиального края infradentalia. Наклонно вперед от canalis mandibularis по supraangulare поднимается ямчатая линия. Входные отверстия canalis articularis и canalis praearticularis сдвинуты медиально. Отверстие первого канала находится на выступе нижнего края articulare, а второго — выше и несколько впереди него — на границе articulare с praearticulare. Крупное выходное отверстие canalis articularis помещается на дне аддукторной ямы, на границе меккелевой кости с supraangulare. Позади него имеется еще одно крупное отверстие, по-видимому, для кровеносных сосудов. Два небольших отверстия находятся на границе верхнего заднего угла supraangulare с articulare. Строение имеющихся остатков нижней челюсти очень близко к Panderichthys rhombolepis. Некоторое отличие наблюдается лишь в положении входных отверстий canalis articularis и canalis praearticularis.

Микростроение зубов этого вида описано Быстровым (2), однако последний не отметил число боковых ответвлений на первичных дентиновых складках в малых челюстных зубах. Характерные черты полиплокоидного микростроения появляются впервые в зубах с диаметром округлого основания 1,2 *мм* (2, рис. 27). Полиплокоидные складки встречаются здесь редко и число боковых ответвлений на них не более трех. Большинство же складок простые, без боковых ответвлений, и цемент, окружающий основание зуба, проникает либо неглубоко в щель между ними, либо вообще не заходит в нее. Зубы более поздних генераций ($d_1 = 1{,}5$ *мм*) имеют уже овальное основание и большее число типично-полиплокоидных складок. Количество боковых ответвлений в таких складках равно 3—4 (преобладает 3), а периферический цемент заходит до половины щели. В крупных челюстных зубах с $d_1 = 3{,}5$ *мм* большинство складок с боковыми ветвями. Число их иногда доходит до семи, чаще 3—4. Цемент заходит на $^1/_2$ или $^2/_3$ длины щели между первичными складками. Между вторичными складками, как и у других видов, цемент никогда не проникает. Полость пульпы всех малых челюстных зубов, независимо от размеров, широкая и свободная.

Географическое распространение. Главное девонское поле, Ленинградская область (реки Сясь, Мста).

Геологический возраст. Шелонские, надснежские, надсмотьино-ловатские слои франского яруса.

Исследованный материал. 1) Сборы Д. В. Обручева, 1927 и 1929: р. Сясь (д. Столбово, Стрельна, Барыгово) передний конец черепа, голотип, ПИН, № 54—169; три проксимальных конца нижней челюсти, ПИН, № 54—170, 171, 172; часть нижней челюсти в области второго короноида, ПИН, № 54—173; два небольших фрагмента челюсти с зубами, ПИН, № 54—173а и ПИН, № 54—242. 2) Сборы Р. Ф. Геккера, 1929: р. Мста (ниже д. Конец, между Солодкой и Наволоком, у Корчажихи — чешуи, ПИН, № 54—173б. 3) Сборы В. Н. Вебера, 1921: р. Свирь (Долгая гора) — обломок челюсти с зубами, ПИН, № 54—173г.

Panderichthys bystrowi Gross, 1941

Polyplocodus wenjukowi: Rohon, 1889, стр. 49; Gross, 1933, стр. 54.
Polyplocodus bystrowi: Gross, 1941, стр. 41, фиг. 22.

Голотип — передний конец нижней челюсти, Геологический институт Рижского университета; Кетлери на р. Вента (Латвия); слой h_5 (кетлерская свита) фаменского яруса верхнего девона.

Диагноз. Скульптура костей черепа представлена костными гребнями, реже бугорками или ячеиста. На чешуях скульптура обычно в виде гребней маловетвистых либо образующих ячеистую сеть. Расширенная передняя площадка dentale несет по внутреннему краю мелкие зубы, расположенные впереди и медиально от основания первого и второго больших хватательных зубов. Клыки прямые, крупноскладчатые в нижней половине, с округлым сечением оснований. Малые челюстные зубы с острыми и сильно загнутыми вершинами, довольно тонкие: больший диаметр их оснований в 2, а меньший в 3,3 раза меньше их высоты. Верхняя половина зубов совершенно гладкая, нижняя несет неравномерную, тонкую бороздчатость. Полиплокоидные складки с 2—3 боковыми ответвлениями появляются впервые в зубах, больший диаметр овального основания которых составляет 1,4 *мм* (d_1 = 1,4 *мм*).

Описание. Скульптура покровных костей черепа и чешуй представлена в основном валикоподобными гребнями. Последние могут распадаться на бугорки либо образовывать ячеи. Гребнистая скульптура хорошо выражена на двух образцах из Кетлери, представляющих передний и задний концы нижних челюстей (ПИН, № 54—180б, 180г). Гребни здесь короткие, извитые, преимущественно поперечные (по краю аддукторной ямы длинные и продольные), изредка образующие ячеи, довольно часто встречаются отдельные бугорки. Гребнисто-бугорчатая скульптура отмечена также Гроссом для переднего конца нижней челюсти, являющегося голотипом (5, стр. 41). Скульптура в виде отдельных бугорков, которые иногда сливаются основаниями в короткие гребни, преобладает на передней половине нижней челюсти с р. Скуене (экземпляр В. Василяускаса). На небольшом участке этого образца (нижняя часть челюсти в области второго короноида) скульптура ячеистая. Ячеистость скульптуры хорошо выражена на трех челюстных фрагментах из Кетлери (два обломка верхних челюстей, ПИН, № 54—180, 180в) и передний конец нижней челюсти (ПИН, № 54—180а). Стенки ячей здесь сплошные, самостоятельные бугорки отсутствуют.

Чешуи. Размеры их колеблются от 2,5 до 23 *мм* в поперечнике. Форма несколько варьирует: ромбические, округло-ромбические, вытянуто-ромбические, неправильно-ромбические, почти прямоугольные и удлиненно-округлые чешуи. Последние, очевидно, являются срединными чешуями спины. Скульптура довольно изменчива. Она представлена обычно валикоподобными ветвящимися гребнями. Иногда такие гребни маловетвисты и рисунок скульптуры довольно простой. Значительно чаще гребни сливаются друг с другом, образуя ячеи вытянутой или неправильно-округлой формы. В коллекции чешуй с р. Скуене скульптура на четырнадцати чешуях была представлена ячеями округлой и неправильной формы, на восьми — округлыми ячеями, на пяти — ячеями вытянутой и неправильной формы, две чешуи были покрыты длинными извилистыми и маловетвистыми гребнями, три — короткими изогнутыми гребнями, образованными 2—5 слившимися бугорками и отдельными бугорками. Никакой связи между размерами, формой и характером скульптуры чешуй не подмечено. Так, бугорчатую скульптуру имели две крупные (одна 22 *мм*, другая 14 *мм* в поперечнике) и одна небольшая (4 *мм* в поперечнике) чешуи. Ячеистая скульптура в одинаковой степени выражена на чешуях поперечником 3 *мм* и 8 *мм*. На чешуях из Кетлери (поперечник 4—10 *мм*) преобладает ячеистая скульптура: ячеи вытянутой, реже неправильно-округлой формы. Нередко скульптура здесь представлена также вытянутыми, маловетвистыми гребнями, иногда рисунок скульптуры очень слабо выражен.

Единичные экземпляры чешуй из Орловской области имеют скульптуру в виде длинных маловетвистых гребней.

Все эти вариации рисунка скульптуры безусловно не случайны и определяются, по-видимому, положением чешуй на теле рыбы. К подобному выводу автор пришел при знакомстве с чешуями и некоторых других форм ископаемых кроссоптеригий.

Нижняя челюсть. Два передних конца ее (ПИН, № 54—180а, 180б) имеют строение одинаковое с голотипом (5, стр. 41). Средняя часть представлена неполностью на образце В. Василяускаса. От заднего конца имеется только латеральная поверхность (ПИН, № 54—180г). Короноиды выдаются над озубленным краем dentale. Суставная поверхность articulare наклонена назад. Задний конец articulare выдается из-под supraangulare. Строение имеющихся остатков нижней челюсти (за исключением самого переднего конца) сходно с другими видами.

Микростроение зубов. При диаметре в 1,2 *мм* ($d = 1{,}2$ *мм*) основания малых челюстных зубов имеют округлые очертания. Складки простые, без боковых ответвлений, цемент чуть заходит в щели между ними. При $d_1 = 1{,}4$ *мм* поперечное сечение основания зуба овальное. Появляются типично полиплокоидные складки с двумя-тремя боковыми ответвлениями. Цемент заходит на $^2/_3$ длины щели между первичными складками. При $d_1 = 3$ *мм* количество боковых ответвлений 4—5, а при $d_1 = 3{,}2$ *мм* преобладает 5 боковых ответвлений с каждой стороны первичной складки. При этом первичная складка имеет нередко глубокий расщеп (иногда и два), в который заходит с периферии цемент. Между первичными складками цемент проникает на $^2/_3$ длины, а в отдельных случаях почти до конца щели.

Если сравнить зубы диаметром основания 2—3 *мм* (этот диаметр принят Быстровым (2) за эталон родовых характеристик), то самый сложный рисунок складчатости будет у Panderichthys bystrowi, а самый простой у Panderichthys rhombolepis.

Замечания. Диагноз вида P. bystrowi был составлен Гроссом на основе единственного переднего конца нижней челюсти, чешуй и зубов (6). Диагноз, данный в статье, уточняет и дополняет диагноз Гросса за счет новых сведений по скульптуре покровных костей и чешуй и приведенному впервые микростроению зубов. Впервые дано подробное описание скульптуры покровных костей и чешуй, а также описание заднего конца и средней части нижней челюсти и микростроения зубов.

Географическое распространение. Главное девонское поле. Латвия (р. Вента, у х. Кетлери, р. Скуене), Орловская область (р. Цон ниже Сабурова и д. Нижне-Щекотихино).

Геологический возраст. Верхние слои фаменского яруса; светеская (h_2) и кетлерская (h_5) свиты Латвии, орловско-сабуровские и данково-лебедянские слои Орловской области.

Исследованный материал. 1) Сборы Б. Марковского, 1930; р. Цон — чешуи. 2) Сборы В. Г. Махлаева, 1950; вблизи г. Орла (д. Нижне-Щекотихино) — чешуи. 3) Сборы В. Н. Талимаа и Э. И. Воробьевой, 1955; Латвия (Кетлери) — фрагмент верхней челюсти с зубами, ПИН, № 54—180; передний конец нижней челюсти, ПИН, № 54—180а; чешуи. 4) Сборы В. Василяускаса, 1956; Латвия (р. Скуене) — передняя половина нижней челюсти, чешуи, зубы. 5) Сборы Прибалтийского отряда, 1958; Латвия (Кетлери) — передний конец нижней челюсти, ПИН, №54—180б; кусок верхней челюсти с зубами, ПИН, 54—180в; часть заднего конца нижней челюсти, ПИН, 54—180г; чешуи; Латвия (р. Скуене) — чешуи, зубы.

О систематическом положении рода Panderichthys

Основываясь на ризодонтном строении зубов, Гросс отнес Panderichthys к семейству Rhizodontidae (6); позже, Эрвиг, ссылаясь на ромбическую форму чешуй, включил этот род в семейство Osteolepididae (10).

Новые материалы позволяют более детально рассмотреть вопрос о систематическом положении рода Panderichthys. Эти материалы заставляют также по-новому взглянуть на связь двух крупных групп кистеперых рыб: отряда Porolepidiformes и отряда Osteolepidiformes.

До сих пор одним из основных признаков, различающих данные отряды, считалось строение переднего отдела черепа. Поролепидиформный тип рыла, по Ярвику (8), характеризует широкая межносовая область с полостью для этмоидной части мозга, тогда как остеолепидиформному типу свойственна узкая межносовая стенка без полостей. Эти два типа рыла отличаются также строением носовых капсул. Panderichthys, обладая остеолепидиформными чертами строения и одновременно широкой межносовой областью, заключающей полость, выходит за рамки подобного правила. Автор данной статьи описал (1) в качестве рода Platycephalichthys еще одну форму остеолепидиформных кроссоптеригий, имевшую широкую межносовую перегородку с полостью, которая тянется вперед почти до передней границы черепа. В строении носовых капсул эта форма обнаруживает большое сходство с Eusthenopteron, тогда как Panderichthys сходен с Porolepis. Так, у Panderichthys имеется общее заднеиосовое отверстие — fenestra nasalis posterior communis, которое у Platycephalichthys подразделяется костным мостом на два: небольшое верхнее и большое нижнее. Processus intermedius, хорошо развитый у Platycephalichthys, не выражен у Panderichthys. Носовая полость Porolepis в последнее время изучалась Ю. Кульчицким, который пришел к выводу, что между носовыми капсулами Porolepis и Eusthenopteron много общего и что в строении носовых полостей остеолепидиформной и поролепидиформной групп кроссоптеригий нет особых различий[1]. Наличие широкой межносовой области в черепах Platycephalichthys и Panderichthys, близкое к Porolepis строение носовых капсул Panderichthys и данные Ю. Кульчицкого свидетельствуют о том, что в строении передней части черепа между остеолепидиформными и поролепидиформными кроссоптеригиями нет резкой грани.

Уплощенный череп и широкая межносовая область создают внешнее сходство между Panderichthys и Platycephalichthys, которое усиливается благодаря ризодонтному строению их зубов. В действительности это совершенно разные формы, отличающиеся не только особенностями строения этмоидной полости и носовых капсул, но также положением и строением апикальных ям, сошников, нижней челюсти, скульптурой покровных костей и, наконец, даже характером ризодонтности зубов. При этом Platycephalichthys, несмотря на наличие широкой межносовой области, очень близок по ряду особенностей строения к Eusthenopteron, тогда как у Panderichthys нет ничего общего с этим типичным представителем семейства Rhizodontidae. Кроме того, с семейством Osteolepididae Panderichthys сближает не только ромбическая форма чешуй. Некоторые остеолепиды (Thursius, Gyroptychius) имеют сходное с Panderichthys положение ноздрей, близкие пропорции нижней челюсти (9) и одинаковое положение сочленовной поверхности на articulareae. К сожалению, передний отдел черепа остеолепидных кроссоптеригий очень мало изучен. Это обстоятельство затрудняет окончательное решение вопроса о систематическом положении рода Panderichthys. Мы условно относим этот род к семейству Osteolepididae. В случае, если в строении черепа остеолепид и Panderichthys обнаружатся существенные различия, этот род будет выделен в особое семейство.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьева-Блохина Э. И. Новый род кистеперых рыб Platycephalichthys из верхнего девона р. Ловать. Палеонтол. ж., № 3, 1959.
2. Bystrow A. P. Zahnstructur der Crossopterygier. Acta Zool., Bd. 20, 1939.
3. Gross W. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. Palaeontol. Abhandl., N. F., Bd. 18, H. 2, 1930.
4. Gross W. Die Fische des baltischen Devons. Palaeontographica A., 79, 1933.

---

[1] Сведения взяты из письма Ю. Кульчицкого к проф. Д. В. Обручеву от 10.2. 1959.

5. Gross W. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. Palaeontol. Z., Bd. 18, 1936.
6. Gross W. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier. Abhandl. Preuss. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., № 7, 1941.
7. Jarvik E. On the Species of Eusthenopteron found in Russia and the Baltic States. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 27, № 8, 1937.
8. Jarvik E. On the Structure of the Snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in General. Zool. Bidrag, Bd. 21, 1942.
9. Jarvik E. On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 3, Bd. 25, Nr 1, 1948.
10. Ørvig T. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P. Q., Canada, with special reference to the Porolepiform Crossopterygians. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 2, Bd. 10, Nr 6, 1957.
11. Pander C. H. Über die Saurodipterinen, Dendrodonten, Glyptolepiden und Cheirolepiden des devonischen Systems. Buchdruckerei Keiserl. Akad. Wiss., St. Petersburg, 1860.
12. Rohon I. Die Dendrodonten des devonischen Systems in Russland. Med. Acad. Imp. Sci., ser. 7, t. 36, № 13, 1889.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
10 XI 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

М. А. ШИШКИН

О НОВОМ СЕМЕЙСТВЕ ТРИАСОВЫХ ЛАБИРИНТОДОНТОВ YARENGIIDAE

В коллекциях Палеонтологического института АН СССР хранятся фрагменты костей позвоночных, найденные в 1935 г. на р. Яренге (Ленский р-н Архангельской обл.) геологом Северного геологического треста М. П. Раюшкиным. Согласно составленной им этикетке, кости обнаружены в 40 *км* выше устья реки, в обнажении правого берега. Находки включают обломок основания черепа крупного стегоцефала и эпифизы бедра рептилии; костеносная порода — зеленовато-серый песчаник.

Предварительное определение находок Раюшкина было сделано в 1935 году И. А. Ефремовым, который, основываясь на характере строения обломка черепа лабиринтодонта, определил их возраст как нижнетриасовый. Вопрос о том, относится ли этот фрагмент к стегоцефалу из сем. Benthosuchidae или же к представителю более поздних групп — Capitosauridae или Mastodonsauridae, остался нерешенным. В «Каталоге местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных» (2) костные остатки с р. Яренги условно отнесены к VI (капитозавровой) фаунистической зоне, характеризующей баскунчакскую серию континентального нижнего триаса Русской платформы.

Разрез континентального нижнего триаса по р. Яренге и ее притокам, включающий костеносные слои, приводится Раюшкиным в следующем виде (снизу вверх).

1. Глины голубоватые и красные с прослоями (до 0,5 *м*) зеленых слюдистых плитняковых песчаников и линзами серых крупнозернистых известковистых песчаников. Мощность 9,5 *м*.
2. Песчаник голубовато-серый, крупнозернистый с прослоями конгломерата и линзами ярко-красных и голубоватых глин. В конгломератах найдены крупные кости позвоночных. Песчаник кверху переходит в пески зеленые, глинистые, крупно- и мелкозернистые. Мощность 5 *м*.
3. Глины ярко-красные, малиновые и голубовато-зеленые, песчанистые. Мощность до 6 *м*.

Повсюду в бассейне р. Яренги нижнетриасовые отложения трансгрессивно перекрываются морской юрой.

После исследований Раюшкина открытые им нижнетриасовые слои р. Яренги долго не изучались, и лишь в последние годы, в результате бурения опорной скважины в г. Яренске, были получены некоторые дополнительные данные об их стратиграфии. Скважина вскрыла 153-метровую толщу нижнего триаса, с размывом залегающую на перми и перекрываемую четвертичными отложениями. Толща сложена песчаниками и глинами с прослоями конгломератов и литологически близка к той более высокой части нижнетриасового разреза, которая открывается непосредственно в обнажениях по реке и описана Раюшкиным. В скважине эта часть разреза отсутствует, уничтоженная четвертичным размывом. В нижней части вскрытых скважиной нижнетриасовых слоев отмечены неопределимые остатки мелких лабиринтодонтов, чешуйки рыб и филлоподы (Estheria aequale Lutk.). Вся эта толща отнесена к ветлужской серии; что же касается описанной Раюшкиным наиболее высокой части разреза, то она либо должна также включаться в ветлужскую серию, либо относиться к верхней части нижнего триаса, в зависимости от более точного определения найденных Раюшкиным костных остатков.

В 1958 г. местонахождение наземных позвоночных на р. Яренге бегло обследовалось автором. Выходы костеносных песчаников обнаружены приблизительно в указанном Раюшкиным месте, в правом берегу реки, в 500 *м* выше поселка Чорва. Отсюда они прослеживаются в виде отдельных выходов вверх по реке на протяжении 1 *км*, почти до устья речки Чорванки. В обнажениях по рекам Яренге и Чорванке и выше и ниже указанного района, обследовавшихся нами в интервале 20 *км* (от поселка Кожмодор до поселка Чожпож), отмечаются выходы глин, соответствующих пачкам 1 и 3 разрезов, приводимых Раюшкиным. Залегание всей толщи близко к горизонтальному. Учитывая абсолютные отметки устья р. Яренги, кровли нижнетриасовых отложений в Яренской опорной скважине и среднюю величину падения русла реки, можно считать, что пачка костеносных песчаников располагается на 25—30 *м* выше по разрезу, чем кровля нижнего триаса в скважине.

Костеносный песчаник зеленовато- и голубовато-серый, среднезернистый (в отдельных прослоях — крупнозернистый) кварцевополимиктового состава, со значительным количеством обломков яшм, хлоритизированных эффузивов и глин. Обломочный материал хорошо окатан; цемент известковистый, типа соприкосновения. Пачка песчаников разделена на отдельные слои прослойками и линзами голубых и красных глин. Каждый такой слой в подошвенной части содержит большое количество гальки глин, образовавшейся в результате перемыва глинистых прослоев. Общая мощность песчаников не превышает 4—5 *м*.

Кости обнаружены нами в двух точках. В наиболее верхнем (по течению) обнажении непосредственно в песчаниках найдено несколько нижних челюстей рыб, принадлежащих, по определению Д. В. Обручева, к роду Saurichthys, а также довольно крупное ребро стегоцефала, вероятно, капитозавроида. В крайнем нижнем обнажении, в конгломератоподобном основании одного из слоев песчаника, на контакте с пропластком глины, добыто несколько обломков массивных покровных костей стегоцефала, чешуйки рыб и неопределимые окатанные костные фрагменты.

Характер фоссилизации костных остатков, найденных Раюшкиным и нами, совершенно одинаков: кости черные или темно-коричневые, с гладкой, часто блестящей поверхностью. В породе, заключающей находки Раюшкина, содержится большое количество глинистой гальки, и это определенно доказывает, что они залегали в подошвенной части одного из слоев песчаника, так же как и наши находки из второй костеносной точки.

Среди всех пока немногочисленных костных остатков, добытых из Яренгского местонахождения, безусловно, наибольший интерес представляет упоминавшийся выше обломок основания черепа стегоцефала, найденный Раюшкиным. Он принадлежит весьма своеобразной форме, которую мы выделяем в новый род и вид Yarengia perplexa. В настоящее время в связи с появлением новых данных по морфологии триасовых стегоцефалов стало возможным более точное определение систематического положения яренгского лабиринтодонта.

Из числа известных теперь триасовых лабиринтодонтов единственной формой, близко сопоставимой с Yarengia, является Cyclotosaurus (?) randalli из среднего триаса Аризоны, США, описанный С. Уэлсом (21) по базикраниальному фрагменту и ассоциированному с ним обломку черепной крыши с замкнутой слуховой вырезкой. У обоих названных стегоцефалов тело парасфеноида удлиненное, суженное посредине, с вогнутым задним краем и мускульными гребнями, изгибающимися параллельно ему; боковой край тела парасфеноида срастается на всем своем протяжении с птеригоидом, закрывая вентрально краниоквадратный проход. Строение преотикальных [1] и парaптеригоидных гребней на дорсальной поверхности основания черепа у обеих форм тождественно; боковая затылочная кость и птеригоид противостоят друг другу на большом протяжении, хотя при этом у Yarengia они разделены узким промежутком, а у Cyclotosaurus (?) randalli — непосредственно срастаются. Это различие, наряду с рядом других (разная ориентировка квадратной ветви птеригоида и краниоквадратного прохода), заставляет отнести яренгскую и аризонскую формы к двум различным родам. Поскольку же перечисленные выше черты сходства вместе взятые не встречаются у каких-либо других стегоцефалов, кроме двух названных, то Yarengia и Cyclotosaurus (?) randalli объединяются нами в отдельное семейство Yarengiidae fam. nov., близкое к капитозавридам [2], но характеризующееся иным строением базиокраниального отдела черепа. На основании сильных отличий аризонской формы от типа рода Cyclotosaurus — C. robustus Fraas, мы выделяем новый род Moenkopisaurus с типом рода Cyclotosaurus (?) randalli Welles. Род именуется по названию формации Мэнкопи (Moenkopi) в Аризоне, из отложений которой происходит этот стегоцефал.

НАДСЕМЕЙСТВО CAPITOSAUROIDEA SÄVE-SÖDERBERGH, 1935

СЕМЕЙСТВО YARENGIIDAE SHISHKIN, FAM. NOV.

Диагноз. Капитозавроиды с удлиненным телом парасфеноида. Задний край парасфеноида вогнут и расширен; боковые края вогнуты и на всем своем протяжении срастаются с птеригоидами, закрывая вентрально краниоквадратный проход. Мускульные гребни парасфеноида изгибаются параллельно его заднему краю. Птеригоид и боковая затылочная кость либо срастаются на большом протяжении, либо разделены длинным и узким промежутком. Параптеригоидный гребень парасфеноида не имеет ясно выраженной задней стенки. Преотикальный гребень птеригоида несет отверстие.

Состав семейства. Moenkopisaurus Shishkin, gen. nov., Yarengia Shishkin, gen. nov.

Сравнение с другими триасовыми семействами.

Брахиопиды и плагиозавриды. Форма тела парасфеноида и наличие довольно широкого контакта птеригоида и exoccipitale, видимого в вентральном плане, настолько резко отличают представителей этих групп от яренгиид, что отсутствие между ними близкого родства представляется очевидным.

Трематозавриды. Все известные представители этой группы, кроме Peltostega (11), сходны с яренгиидами по форме тела парасфеноида, особенно Platystega (16), большой протяженности контакта птеригоида и парасфеноида, закрывающего вентрально краниоквадратный проход. Основные черты различия следующие: у яренгиид на парасфеноиде имеются изогнутые мускульные гребни, отсутствующие у трематозаврид; восходящая пластина птеригоида впереди преотикального гребня очень низка и не разделяет эпиптеригоид и базисфеноид, как и у всех капитозавроидов (1, 5, 19, 20, 22, 23), в то время как у типичных трематозаврид [3] эти два элемента полностью разделены (18). Преотикальный гребень у яренгиид, особенно Yarengia, хорошо развит, между тем как у трематозаврид он только слабо намечен. Указанные различия исключают возможность близкого родства яренгиид с трематозавридами и указывают на капитозавроидное происхождение первых.

---

[1] См. стр. 103.

[2] Группа капитозаврид понимается здесь и далее в узком смысле, т. е. без циклозаврид и мастодонзаврид.

[3] Единственный трематозаврид, у которого известен контакт базисфеноида и эпиптеригоида — Aphaneramma (16), не является типичным представителем этой группы, так же как, по-видимому, и остальные длиннорылые трематозавриды.

Капитозавроидные семейства. Типичный представитель семейства бентозухид — Benthosuchus sushkini отличается от яренгиид формой тела парасфеноида, открытым вентрально краниоквадратным проходом, формой мускульных гребней парасфеноида, меньшими размерами основания exoccipitale, хорошо выраженным парaптеригоидным гребнем и малой протяженностью щели между exoccipitale и птеригоидом. Все эти различия объясняются тем, что у Benthosuchus по сравнению с яренгиидами птериго-парасфеноидный шов относительно более короток, а exoccipitale слабее развито в передней части. Это характеризует Benthosuchus как форму более примитивную по сравнению с яренгиидами. Сходство в строении восходящей пластины птеригоида, в частности, ее преотикального гребня, у бентозухид и яренгиид (особенно Yarengia) дает основание считать их близко родственными, причем естественно принять, что Benthosuchus как более примитивная форма, является предком Yarengia.

Капитозавриды (19) отличаются от яренгиид теми же признаками, что и бентозухиды, и, кроме того,— небольшой протяженностью контакта птеригоида и exoccipitale. Последнее означает, что способ преобразования исходного «бентозухового» соотношения птеригоида и exoccipitale у капитозаврид и у яренгиид различен: в первом случае короткая щель между этими костями сразу замещается швом, во втором — она сильно удлиняется и сужается (у Yarengia) и лишь потом исчезает (у Moenkopisaurus). Таким образом, представляется, что капитозавриды и яренгииды принадлежат к двум разным группам потомков бентозухид.

Мастодонзавриды. Основание черепа, особенно в его задней части, у представителей этой группы изучено плохо, но тем не менее их отличия от Yarengiidae кажутся весьма значительными. Верхнетриасовые Mastodonsaurus giganteus и M. acuminatus (7) заведомо отличаются выпуклыми контурами боковых краев тела парасфеноида и латерально направленными квадратными ветвями птеригоидов. Вентральные поверхности нёбных ветвей (7, табл. 2 и 7) несут продольные валикообразные утолщения, начинающиеся на уровне середины тела парасфеноида. Эти утолщения отсутствуют у яренгиид. У нижнетриасового Mastodonsaurus kappelensis Е. Вепфер (22, рис. 6) изображает боковые края тела парасфеноида прямыми, указывая, однако, что швы между парасфеноидом и птеригоидами плохо различимы. На фотографии основания черепа того же стегоцефала, приводимой М. Пфаненштилем (12, табл. 3, фиг. 1), хорошо видно, что боковой край парасфеноида, сочленяющийся с птеригоидом, имеет выпуклую форму, так же как у M. giganteus и M. acuminatus. Изображения дорсальной поверхности основания черепа M. cappelensis, приводимые Вепфером (22, рис. 9 и 10), дают больше материала для сравнения, нежели его описание, и показывают два существенных отличия от яренгиид. Это положение recessus conoideus в средней части основания птеригоида (а не в передней, как у яренгиид и вообще большинства стегоцефалов) и очень короткая протяженность костного дна краниоквадратного прохода позади преотикального гребня («prooticum?» Вепфера).

Все указанные различия достаточно резко разграничивают мастодонзаврид и яренгиид.

Метопозавриды[4], несмотря на наличие у отдельных представителей этой группы некоторых черт сходства с Yarengiidae, особенно с Yarengia (покровная скульптура и постеролатерально изогнутые мускульные гребни парасфеноида у Eupelor fraasi), в общем сильно отличаются от них. Тело парасфеноида имеет у метопозаврид грубо овальные очертания и не закрывает вентрально широкого контакта между птеригоидом и exoccipitale. Краниоквадратный проход очень широкий и не имеет костного дна (Eupelor browni, 4, рис. 4, E. fraasi, 5, рис. 7); линия шва птеригоида и exoccipitale длинная, но располагается, в отличие от ярengиид, почти перпендикулярно к оси черепа. Последний признак связан с латеральным положением квадратной ветви птеригоида и может быть истолкован как характеризующий более высокую эволюционную ступень метопозаврид по сравнению с Yarengiidae, однако первые два отличия достаточно убедительно показывают, что Yarengia и Moenkonisaurus не принадлежат к метопозавридам.

---

[4] Наименования метопозаврид приводятся нами в соответствии с результатами ревизии этого семейства, произведенной Колбертом и Аймбри (6).

Циклотозавриды. Сравнение с этой группой затруднено и дает противоречивые результаты, поскольку у большинства циклотозаврид основание черепа изучено плохо. У Paracyclotosaurus davidi (20) из верхнего триаса Австралии дорсальная поверхность базикраниального района в общем сходна с таковой у Yarengia и Moenkopisaurus, хотя краниоквадратный проход более широк и его костное дно несколько короче, чем у ярenгиид. На вентральной поверхности — мускульные гребни той же формы, что у ярenгиид и некоторых метопозаврид, но очертания тела парасфеноида, к сожалению, неизвестны, и это делает невозможным окончательное решение вопроса о степени родства Paracyclotosaurus davidi с ярenгиидами.

Тип рода Cyclotosaurus — C. robustus (верхний триас Германии) имеет основание черепа, построенное по «метопозавровому» типу, т. е. тело парасфеноида грубо овальное, а птеригоид и exoccipitale широко соединяются на нёбной поверхности (7, табл. 10; 13, табл. 3, фиг. 15). Таким образом, C. robustus сильно отличается от Moenkopisaurus и Yarengia с их «трематозавровым» типом основания нёба. Но при этом нет оснований считать, что у остальных циклотозаврид этот район черепа построен аналогично C. robustus; более того, судя по фотографиям нёба C. posthumus и C. hemprichi, приводимым Фраасом (8, табл. 10) и О. Куном (9, табл. 2, фиг. 1), можно скорее предположить, что тело парасфеноида у этих видов расширено в задней части и имеет, следовательно, форму, близкую к таковой у Moenkopisaurus и Yarengia. Если это так, то C. posthumus и C. hemprichi должны быть более близки к ярenгиидам, чем к C. robustus.

Таким образом, возможно, что группа циклотозавров, т. е. капитозавроидов с замкнутыми слуховыми вырезками, неоднородна. Это уже указывалось Уотсоном (20), выделившим в ней род Paracyclotosaurus (с видами P. davidi и P. posthumus) с высоким затылком и треугольной слуховой вырезкой, и род Procyclotosaurus (с видом P. stantonensis) с коротким швом exoccipitale и птеригоида и «посттимпанальным флангом» на квадратной ветви птеригоида (crista obliqua Быстрова и Ефремова). Нам, однако, наиболее существенным критерием возможного таксономического разделения циклотозаврид кажется различие в строении основания черепа, именно — различие между предполагаемым «трематозавровым» типом Cyclotosaurus posthumus и C. hemprichi и «метопозавровым» типом C. robustus.

Результаты проведенных выше сравнений могут быть суммированы следующим образом. Ярenгииды, как и капитозавриды, представляют группу потомков бентозухид, но отличаются от капитозаврид по типу преобразования исходного соотношения exoccipitale и птеригоида, наблюдаемого у бентозухидных предков. Возможно, что некоторые стегоцефалы, имеющие замкнутые слуховые вырезки и известные до сих пор как представители группы циклотозаврид, в действительности более близки к ярenгиидам, чем к типу рода Cyclotosaurus, и должны в таком случае включаться в семейство Yarengiidae.

Род Yarengia Shishkin, gen. nov.

Тип рода — Yarengia perplexa Shishkin, sp. nov.; р. Яренга Архангельской области; верхи нижнего или низы среднего триаса.

Диагноз. Тело парасфеноида значительно сужено в средней части, несет пару изгибающихся медиально желобков и покрыто спереди дермальной скульптурой. На птеригоиде имеется дермальная скульптура и шагреневое поле; квадратная ветвь птеригоида несет косой гребень. Боковая затылочная кость не срастается с птеригоидом; разделяющий их длинный узкий промежуток ориентирован под углом 25° к оси черепа. Один вид.

Сравнение. Yarengia отличается от другого рода семейства Yarengiidae — Moenkopisaurus отсутствием шва между exoccipitale и птеригоидом, расположением квадратных ветвей птеригоидов ближе к оси черепа, более суженным телом парасфеноида, более узким краниоквадратным проходом и слабо развитым выступом у заднего края его дна. Первые два отличия определенно указывают на большую примитивность яренгии, по сравнению с мэнкопизавром, поскольку образование шва между птеригоидом и exoccipitale и раздвигание квадратных ветвей птеригоидов в стороны обычно характеризует наиболее поздние эволюционные стадии в развитии различных групп лабиринтодонтов.

Yarengia perplexa Shishkin, sp. nov.

Рис. 1, 2

Голотип — ПИН, 1584/5; обломок основания черепа, включающий левую половину тела парасфеноида, неполный левый птеригоид и основную затылочную кость; правый берег р. Яренги в 40 *км* от устья, несколько выше поселка Чорва; верхи нижнего или низы среднего триаса.

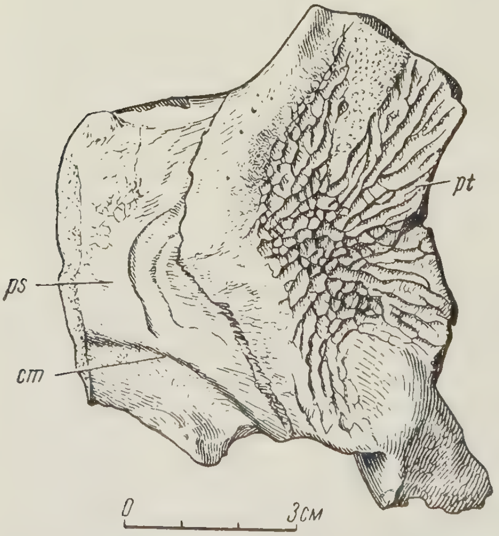


Рис. 1. Обломок основания черепа Yarengia perplexa Shishkin, gen. et. sp. nov. (вентральная поверхность): *cm* — crista muscularis; *ps* — parasphenoideum; *pt* — pterygoideum

Описание

Вентральная поверхность (рис. 1). Птеригоид имеет длинный контакт с парасфеноидом и покрыт дермальной скульптурой. Нёбная ветвь птеригоида медиально несет поле шагреневых зубчиков. Внутренний край нёбной ветви гладкий. Квадратная ветвь птеригоида в своей сохранившейся части ориентирована приблизительно под углом 35° к оси черепа. Тело парасфеноида имеет заметно вогнутый расширенный задний край и сужено в средней части, как у трематозаврида Platystega. В передней его части находится скульптированный участок, известный в этом районе только у некоторых метопозаврид (Eupelor fraasi, 17, рис. 3, стр. 375). Поверхность здесь несколько окатана, но скульптура достаточно отчетлива. Около заднего края парасфеноида располагается гребень (crista muscularis), служивший для прикрепления шейных мышц. Он изгибается постеролатерально, так же как у циклотозаврид и метопозаврид (Cyclotosaurus hemprichi, 9, табл. II, фиг. 1; Paracyclotosaurus davidi, 20, рис. 1; Eupelor fraasi, 17, рис. 3; 6, табл. 26, фиг. 2), но в отличие от бентозухид и капитозаврид (1, рис. 7а; 19, рис. 14), у которых он направлен латерально или антеролатерально. Боковой край тела парасфеноида несет широкий желобок, резко изгибающийся медиально. Спереди он оканчивается у шва с птеригоидом, а сзади — на мускульном гребне. Подобный желобок известен также у некоторых шпицбергенских трематозаврид (Lyrocephalus, Aphaneramma) и у неорахитома Benthosuchus (16, рис. 5, 33; 1, рис. 7а), но располагается у них, в отличие от Yarengia, либо на птеригоиде, либо на птериго-парасфеноидном шве, он представляет,— как предполагает А. Ромер (14, стр. 45),— отпечаток одной из ветвей срединной нёбной вены [5].

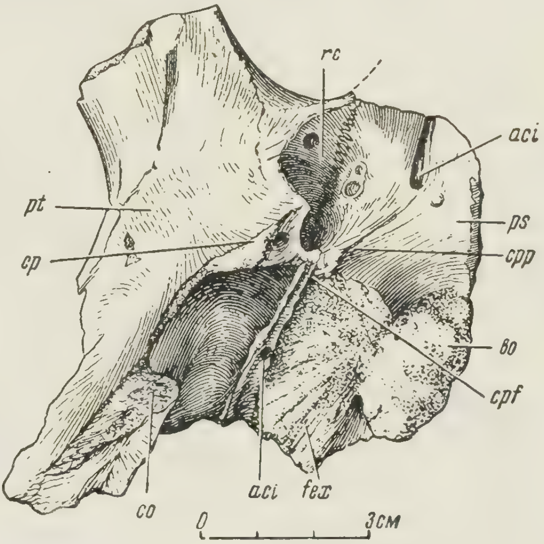


Рис. 2. Обломок основания черепа Yarengia perplexa Shishkin gen. et. sp. nov. (дорсальная поверхность): *aci* — входное и выходное отверстия arteria carotis interna; *bo* — basioccipitale; *co* — crista obliqua; *cp* — crista praeotica; *cpf* — crista parafenestralis; *cpp* — crista parapterygoidea; *fex* — facies exoccipitalis; *ps* — parasphenoideum; *pt* — pterygoideum; *rc* — recessus conoideus

Дорсальная поверхность (рис. 2). Нёбная ветвь птеригоида несет отпечаток нёбного отростка палатоквадратного хряща, который резко сужается спереди. Внутренний край отпечатка образован острым тонким гребнем, направленным антеродорсомедиально. Узкая полулунная площадка, заключенная между этим гребнем и задним краем интерптеригоидной ямы, очевидно, служила местом отхождения rectus-группы глазных мышц.

На внутренней стороне восходящей пластины птеригоида (lamina ascendens) сохранилось основание косого гребня (crista obliqua), характерного для бентозухид, капитозаврид и трематозаврид. Впереди от crista obliqua восходящая пластина птеригоида имеет внутренний вырост, названный здесь crista praeotica (поскольку он ограничивает спереди полость среднего уха), хорошо известный у триасовых стегоцефалов. Он построен совершенно так же, как у Benthosuchus sushkini, но имеет относительно меньшие размеры. Его скошенная антеродорсальная поверхность несет большое отверстие, подобно B. sushkini (1, рис. 3*а*) и Moenkopisaurus randalli (рис. 3*б*). Передняя часть lamina ascendens, располагающаяся на уровне ямы для базиптеригоидного отростка (recessus conoideus), сильно понижена, утончена и имеет вогнутый дорсальный контур. Латерально на ней имеется след прикрепления эпиптеригоида, который своей медиальной поверхностью образовывал дорсолатеральную стенку recessus conoideus и, следовательно, сочленялся с базиптеригоидным отростком базисфеноида.

---

[5] А. П. Быстров и И. А. Ефремов (1, стр. 21) интерпретировали этот желобок у Benthosuchus как отпечаток нёбноносовой артерии, по аналогии с Urodela. Однако топография этого сосуда Anura, родство которых с лабиринтодонтами считается теперь общепризнанным, совершенно иная, нежели у Urodela (см. 3, рис. 156).

Краниоквадратный проход довольно узок, ориентирован под углом 25° к оси черепа и на большом протяжении закрыт снизу, благодаря удлинению птериго-парасфеноидного шва. Линия шва несколько приподнята, образуя продольное возвышение, известное также у Cyclotosaurus hemprichi (9, стр. 187; табл. 1, фиг. 1в) и Moenkopisaurus randalli (21, стр. 257, 258; рис. 11а); однако у этих форм медиальная сторона возвышения образована не парасфеноидом, а боковой затылочной костью. Постеролатерально птериго-парасфеноидный шов оканчивается небольшим выступом, известным у некоторых циклотозаврид и метопозаврид (Cyclotosaurus hemprichi, C. posthumus, Eupelor fraasi; 6, рис. 7; 8, табл. 20; 9, табл. 2), а также у Moenkopisaurus randali (рис. 3).

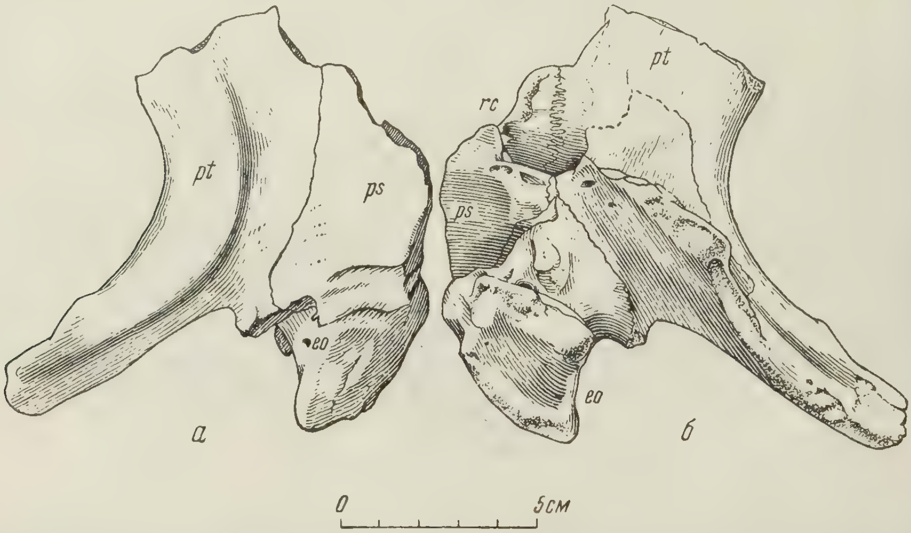


Рис. 3. Обломок основания черепа Moenkopisaurus randalli (Welles): *а* — вентральная поверхность; *б* — дорсальная поверхность; *eo* — exoccipitale; *ps* — parasphenoideum; *pt* — pterygoideum; *rc* — recessus conoideus

Постеролатеральный район парасфеноида, занимаемый exoccipitale (facies exoccipitalis), сильно утолщен и отделен от птериго-парасфеноидного шва желобком шириной в 1,5 *мм* так, что боковая затылочная кость, хотя не срасталась с птеригоидом, но почти соприкасалась с ним на большом протяжении. Желобок в задней части расширяется; немного позади его середины в нем располагается входное отверстие внутренней сонной артерии. Непосредственно впереди этого отверстия край поверхности парасфеноида, сочленяющейся с exoccipitale, образует так называемый парафенестральный гребень (crista parafenestralis), непосредственно над которым у триасовых стегоцефалов обычно располагается проксимальный конец stapes. Поверхность, служащая для сочленения с exoccipitale, покрыта радиально расходящимися гребнями. Форма и положение этой поверхности показывают, что exoccipitale простиралось далеко вперед, доходя до уровня преотикального гребня птеригоида и перекрывая парафенестральный гребень. Таким образом, очевидно, что нижний край овального окна слуховой капсулы был образован боковой затылочной костью. Непосредственно впереди антелатерального угла facies exoccipitalis располагается косо направленный гребень, понижающийся антеромедиально. Он гомологичен параптеригоидному гребню (crista parapterygoidea) у Benthosuchus sushkini. Его антеролатеральная поверхность образует заднюю стенку recessus conoideus; задняя стенка гребня, в отличие от

B. sushkini, непосредственно переходит в утолщенный район, занятый facies exoccipitalis, и поэтому не выделяется отчетливо. Подобным же образом парaптеригоидный гребень построен у Paracyclotosaurus davidi (20, рис. 3) и Moenkopisaurus randalli (21, рис. 11 B, D).

В передней части тела парасфеноида располагается выходное отверстие внутренней сонной артерии, продолжающееся спереди в глубокий желобок. Латеральнее, около recessus conoideus, имеется два отверстия, ведущих в медиально направленный канал. Последний, по-видимому, соединяется с каналом внутренней сонной артерии и соответствует ее ответвлению, обнаруженному Г. Севе-Седербергом (15) у трематозаврида Stoschiosaurus nielseni. Подобное отверстие изображено, но не описано Э. Кейзом (5, рис. 7) у метопозаврида Eupelor fraasi, а также найдено нами у Benthosuchus sushkini при просмотре оригинального материала.

Передняя поверхность тела парасфеноида повреждена. В ней видно углубление для выхода нёбной ветви внутренней сонной артерии; само выходное отверстие плохо различимо. На передний край парасфеноида полого налегает передний край основания птеригоида.

Род Moenkopisaurus Shishkin, gen. nov.

Рис. 3

Тип рода — Cyclotosaurus (?) randalli Welles, 1947; США, Аризона; свита Холбрук (Holbrook) формации Мэнкопи, средний триас.

Диагноз. Тело парасфеноида с полого вогнутыми боковыми краями. Птеригоид на большом протяжении срастается с боковой затылочной костью; шов между обеими костями располагается под углом 45° к оси черепа; на заднем конце шва имеется хорошо развитый выступ. Покровная скульптура на парасфеноиде и птеригоиде неизвестна. Слуховая вырезка замкнутая. Один вид.

Замечания о геологическом возрасте Yarengiidae

Свита Холбрук в Аризоне, из отложений которой происходят остатки Moenkopisaurus, составляет верхнюю часть разреза континентальной триасовой формации Мэнкопи и лежит выше свит Мокви (Moqui) и Вапэтки (Wupatki), из которых последняя, наиболее древняя, коррелируется с самыми высокими горизонтами морского нижнего триаса Юты (10). Это означает, что остатки Moenkopisaurus из свиты Холбрук должны принадлежать, по меньшей мере, среднему триасу.

Геологический возраст Yarengia оценивается, исходя из ее эволюционного уровня, представляющего промежуточную ступень между Benthosuchus и Moenkopisaurus (хотя при этом Yarengia более близка к Moenkopisaurus). Род Benthosuchus на Русской платформе характеризует, как известно, ветлужскую серию нижнего триаса. Яренгия же, как форма несомненно более молодая, чем Benthosuchus, должна быть отнесена либо к среднему триасу, либо, что более вероятно,— к верхней половине нижнего триаса. Иначе говоря, отложения севера Русской платформы, охарактеризованные остатками Yarengia, несомненно, моложе отложений ветлужской серии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Быстров А. П., Ефремов И. А. Benthosuchus sushkini Efr.— лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 1, 1940.
2. Ефремов И. А., Вьюшков Б. П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 46, 1955.
3. Терентьев П. В. Лягушка. М., 1950.
4. Branson E., Mehl M. Triassic amphibians from the Rocky Mountain region. Univ Missouri Studies, vol. 4, N 2, 1929.

5. Case E. Description of a new species Buettneria. Contribs. Museum Paleontol. Univ. Michigan, vol. 3, 1931.
6. Colbert E., Imbrie I. Triassic metoposaurud amphibians. Bull. Amer. Museum Natur. History, vol. 110, art, 6, 1956.
7. Fraas E. Die Labyrinthodonten der Schwabischen Trias. Palaeontographica, Bd. 36, 1889.
8. Fraas E. Neue Labyrinthodonten aus der Schwabischen Trias. Palaeontographica, Bd. 60, 1913.
9. Kuhn O. Über Cyclotosaurus hemprichi Kuhn, etc. Beitr. Geol. Thüring., Bd. 6, 1942.
10. McKee E. Stratigraphy and history of the Moenkopi formation of Triassic age. Geol. Soc. Amer. Mem., vol. 61, 1954.
11. Nilsson T. On the genus Peltostega Wiman. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 3, Bd. 24, N 3, 1946.
12. Pfannenstiel M. Gehirnkapsel und Gehirn fossiler Amphibien. Monatsh. Geol. Palaeontol., ser. 2, N 6, 1932.
13. Quenstedt F. Die Mastodonsaurier in grünen Keupersandsteine Würtemberg's — sind Batrachier. Tübingen, 1850.
14. Romer A. Review of the Labyrinthodontia. Bull. Museum Compar. Zool., vol. 99, N 1, 1947.
15. Säve-Söderbergh G. On the dermal bones of the head in Labyrinthodont Stegocephalians. Medd. Grønland, Bd. 98, 1935.
16. Säve-Söderbergh G. On the morphology of Triassic Stegocephalians from Spitzbergen etc. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 3, Bd. 16, N 1, 1936.
17. Sawin H. Amphibians from the Dockum Triassic of Howard County, Texas. Univ. Texas. Pulb., N 4401, 1945.
18. Sushkin P. On the modification of the mandibular and hyoid arches etc. Palaeontol. Z., Bd. 8, N 4, 1927.
19. Watson D. The structure, evolution and origin of the Amphibia. Philos. Trans. Roy. Soc. London B, vol. 209, 1919.
20. Watson D. A new Labyrinthodont (Paracyclotosaurus) from the Upper Trias of the New South Wales. Bull. Brit. Museum (Nat. Hist), Geol., vol. 3, N 7, 1958.
21. Welles S. Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of Northern Arizona. Bull. Geol. Soc. Univ. Calif., vol. 27, 1947.
22. Wepfer E. Der Bundsandstein der badischen Schwarzwalds und seine Labyrinthodonten. Monatsh. Geol. Palaeontol., ser. 2, N 1, 1923.
23. Wilson J. An interpretation of the skull of Buettneria. Contribs. Museum Paleontol. Univ. Michigan, vol. 6, 1941.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
18 VII 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

Н. К. ВЕРЕЩАГИН

ГИГАНТСКОЕ НЕПАРНОПАЛОЕ ИЗ МИОЦЕНА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

В сентябре 1950 г. при палеонтологической разведке на известном захоронении остатков третичных млекопитающих близ станицы Беломечетской Ставропольского края мы обнаружили фрагмент челюсти загадочного млекопитающего с четырьмя крупными зубами.

Изучение этого фрагмента позволило отнести его к особому, по-видимому, еще неизвестному представителю непарнопалых Perissodactyla.

Род Caucasotherium N. Verestchagin, gen. nov.

Тип рода — Caucasotherium efremovi N. Verestchagin sp. nov.

Диагноз. Гигантское непарнопалое с очень крупными, прямыми и равновеликими резцами верхней челюсти.

Геологический возраст. Верхний олигоцен (?) — средний миоцен.

Caucasotherium efremovi N. Verestshagin, sp. nov

Рис. 1—3

Голотип — ЗИН, № 26939; фрагмент верхней челюсти с I^1 I^2 обеих сторон на средней стадии стирания; Северный Кавказ; миоцен [1].

Описание и сравнение. Фрагмент состоит из четырех резцов, сидящих в обломке верхней челюсти (рис. 1).

Правильная ориентировка фрагмента чрезвычайно затруднена некоторой асимметрией, а, возможно, и деформацией при фоссилизации в процессе захоронения.

Судя по весьма крутому, почти поперечному стачиванию зубов и по слабости (тонкости) стенок альвеол, его следует считать все же верхнечелюстным. Сходство стачивания крайних боковых резцов, загнутость их корней к саггитальной плоскости, заметная симметричность в строении коронок обеих пар, аркообразное расположение всего ряда (рис. 3) свидетельствуют о том, что имеются две пары резцов (I^1 I^2) — зацепы и средние.

Ткань межчелюстных костей заметно пориста. Она, так же как и корни резцов, подверглась сильному ожелезнению, хрупка и в свежем разломе напоминает бурый железняк.

Сбоку конца корня I^2 dext. сохранился глубинный остаток альвеолы I^3 dext.

Толщина костной пластинки, прикрывавшей корни зубов на уровне половины их длины, достигала всего 2,0—2,5 *мм*. Между корнями средних резцов (I^1 I^1) стенка альвеолы, образованная симфизом межчелюстных костей, заходила почти до уровня эмалевых коронок, на смежных же промежутках не доходила на 12—15 *мм* до ее края.

---

[1] По имени известного русского палеонтолога и писателя И. А. Ефремова.

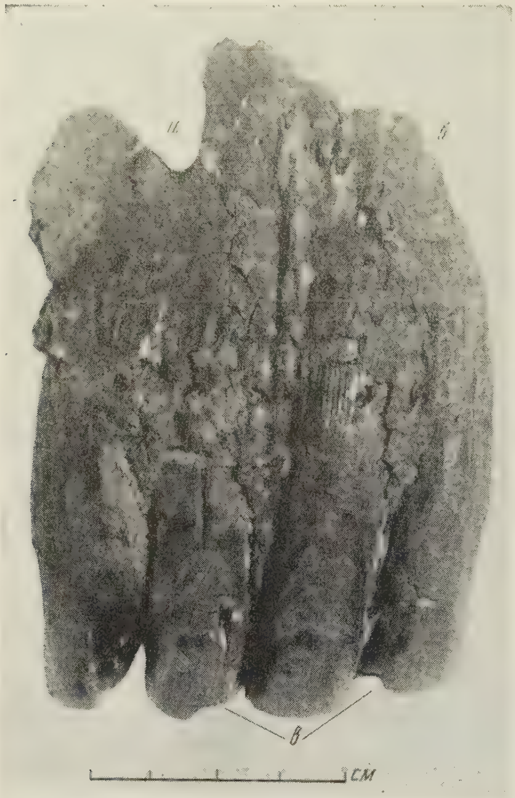


Рис. 1. Резцы кавказотерия снаружи: *а*, *б* — края надрезцовых отверстий; *в* — протертые выемки

С внутренней — лингвальной стороны пористая стенка альвеол была более мощна, как это наблюдается у современных лошадей, но ткань разрушилась, обнажив корни (рис. 2).

Над концами корней правой пары сохранился нижний край отверстия с поперечным диаметром до 12 *мм* (рис. 1, *а*). На левой стороне также заметен край, по-видимому, аналогичного отверстия (рис. 1, *б*), но здесь оно было расположено несколько выше. Возможно, что, соединяясь с правым, оно образовывало выше носовое отверстие.

Корни резцов первой пары, т. е. обоих зацепов (I^1 I^1) с лингвальной стороны наклонены асимметрично влево.

Все корни до половины длины имеют на дорзальной поверхности от 18 до 20 продольных неглубоких морщинок.

Эмалевые чехлики всех резцов сизо-бурого цвета в результате прокраски солями железа и марганца нижележащих тканей. Цвет дентина на плоскостях стирания темно-бурый со слабо заметными концентрическими кольцами близ ободка эмали.

Посередине стертой поверхности каждого резца заметен удлиненный овал светло-кофейного цвета, указывающий на близость вершины пульпы (рис. 3). Что это не дно эмалевой чашечки доказывается сходством подобных пятен на сильно стертых резцах лошади.

Зацепы — I^1 I^1 чуть сдавлены с боков, и их эмалевый чехол наиболее мощен на внешней, заметно уплощенной поверхности, достигая 14—15 *мм* длины (высоты). На боковых поверхностях край эмали поднимается до уровня стиравшейся поверхности. На внутренней, лингвальной поверхности эмаль имеет посередине выступ и две ложбинки по бокам от него, идущие к вершине зуба, начинаясь в 5 *мм* от края коронки. Первоначальная форма нестертого эмалевого колпачка имела, вероятно, вид конусовидного долотца, достигая приблизительно 25 *мм* высоты. Подобный тип строения резцов имеется у современных тапиров.

Стиравшаяся поверхность обоих резцов заметно вогнутая, и края эмали чуть приподняты над нею. На эмалевом ободке коронки и на срезе дентина в лупу (×10) хорошо видны черточки переднезаднего направления, оставленные несомненно песчинками и камешками при захвате пищи.

Эмаль и дентин медиально-лабиального угла правого зацепа (I^1 dext.) стерты и зашлифованы прижизненно на глубину в 3 *мм*, причем образовавшаяся выемка имеет наклон наружу, т. е. в губную сторону. Кроме того, сам угол зуба сколот, по-видимому, также прижизненно, с длиной отщепа в 20 *мм* (рис. 1, *в*).

Средние резцы (I^2 I^2) несколько более массивны, чем зацепы. Эмалевый чехол их дорсальной поверхности более цилиндричен и коронка плавно закругляется на боках. У обоих средних резцов латерально-лингвальные углы срезаны стиранием. Наискось спилен не только эмалевый чехол, но и дентин на 3,0—3,5 *мм*. Это могло произойти лишь в результате трения каких-то нижних резцов — бивней. У I^2 dext. стерта на 3 *мм* и медиальная поверхность коронки, причем прижизненно был отщеплен кусок зуба длиною 25 *мм*, а поверхность скола затерта, вероятно, протаскиванием каких-то корневищ или побегов, загрязненных минеральными частицами.

У I^2 sin. аналогичное стирание образовало в медиально-лабиальном углу выемку эмалевой пластинки и дентина 2×2 *мм*.

Сдавленность корней средних резцов больше, чем у зацепов, они сильно выпуклы с медиальной стороны, а на боковых поверхностях имеют по пологому желобу глубиною в 1,5 *мм*, как у верхних резцов лошадей.

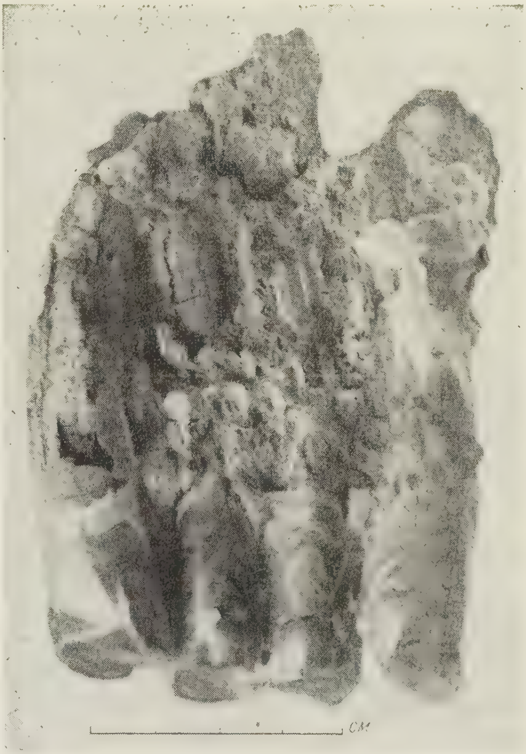


Рис. 2. Резцы кавказотерия с внутренней стороны

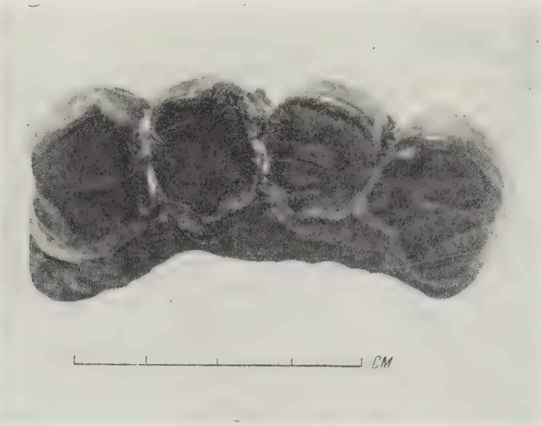


Рис. 3. Резцы кавказотерия в плоскости стирания

Средние части обоих резцов более или менее симметрично выгнуты в стороны.

Отвалившиеся с обеих сторон окрайки (I^3 I^3) были, по-видимому, не менее мощны, нежели средние резцы.

Описываемые резцы принадлежали скорее старой, чем просто взрослой особи.

Размеры резцов, *мм*

Промеры	I^2sin	I^1sin	I^1dext	I^2dext
Переднезадний диаметр у основания коронки	25,8	23,0	23,0	25,2
То же по краю стиравшейся поверхности	20,5	18,0	18,7	19,0
Поперечный (продольночелюстной) диаметр у основания коронки	19,4	18,5	17,3	18,0
То же по краю стиравшейся поверхности	19,2	15,4	16,4	16,0
Толщина эмали передней стенки	2,0	2,0	2,0	2,0
Наибольшая длина (высота) остатка эмалевого чехла снаружи	17,5	16,7	15,7	17,0
То же внутри	13,8	9,6	8,7	12,0
Длина корня зуба от наружного края коронки	69	76	76	71
Угол стачивания коронки между наружной эмалевой стенкой и плоскостью стирания	92	91	90	92

Обоснование систематической принадлежности и образ жизни кавказотерия. Такой тип строения резцов, intermaxillare и расположения foramen nasale, какой наблюдается у кавказотерия, нам неизвестен ни у одного ныне живущего наземного зверя. Среди ископаемых форм овальные отверстия над корнями резцов имеются, насколько нам известно, лишь у палеотериев.

По сравнению с резцами известных нам крупных архаических копытных, например Paleotherium, Antracotherium, Entelodontidae (Dinohyus), резцы кавказотерия почти вдвое крупнее и отличаются прямизной, массивностью, приблизительно одинаковой величиной I^1 и I^2 и цилиндричностью. Особенно поражает массивность и длина корней.

Судя по характеру стирания резцов, кавказотерий был растенияден и обрывал резцами загрязненные песком побеги каких-то трав. Продергивание побегов, стеблей, корневищ, при их обрывании, между верхними и нижними резцами происходит и у современных лошадей, носорогов, тапиров, свиней, гиппопотамов, верблюдов. У современных африканских носорогов при потере все резцов, а у бегемотов части их это продергивание исключено, а обрывание обеспечивается развитием твердого, ороговевшего края губ. У лошадей, азиатских носорогов и у тапиров захват травы резцами идет по принципу клещей, т. е. при очень крутой взаимной постановке верхних и нижних резцов и большом угле их стирания (рис. 4).

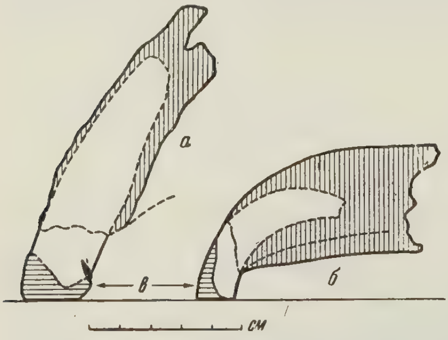


Рис. 4. Постановка среднего резца: *а* — кавказотерия; *б* — современной лошади; *в* — эмалевый чехлик их резцов

Само обрывание побега происходит в результате резкого рывка головы вниз и назад или, реже, вверх и вперед. Тем не менее на резцах лошадей не наблюдается даже подобия желобков стирания, иными словами процесс взаимного стачивания верхних и нижних резцов преобладает над обточкой краев зуба. Желобки стирания можно наблюдать, впрочем, на резцах у миоценовых хилотериев с Лабрадора.

У современных свиней зажим побегов происходит по принципу разводного ключа — при очень пологой, почти горизонтальной постановке и стирании нижних резцов и запирании их торца круто поставленными верхними. Само обрывание побегов, например созревших колосьев пшеницы, ячменя, производится кабанами резким рывком головой в сторону и вверх. Ни борозд стирания, ни выщербления краев зуба у кабанов мы также не наблюдаем. Поэтому можно думать, что кавказотерию приходилось выдергивать и обрывать резцами какие-то очень прочные и вязкие побеги, действуя преимущественнно наклоном головы под ноги. Захват их языком и губами был сведен, вероятно до минимума. Этот тип движения должен был, очевидно, обусловить сильное развитие больших сгибателей головы.

По типу строения резцов кавказотерий стоит близко к группе лошадей. Впрочем у представителей архаических групп копытных, например южноамериканских Toxodontia, ископаемых Tapiroidea, Equidea, Rhinocerotidae, Brontotheriidae, Amynodontidae из Perissodactyla; древних свинообразных, например у Entelodontidae, лошадиный тип захвата пищи резцами осуществлялся неоднократно, и, таким образом, здесь не исключена возможность ошибки. Высокое расположение носового отверстия, возможно, имело адаптивное значение при вытаскивании побегов растений на мелких участках озер и заливов.

Предположительные размеры и облик кавказотерия. Массивность резцов кавказотерия почти вдвое превосходит массивность резцов крупных лошадей. Поэтому не будет преувеличением считать, что кавказотерий достигал размеров по крайней мере волосатого носорога антропогенового периода и веса 1300—1500 *кг*. По общему облику это было, вероятно, весьма громоздкое животное, занимавшее по пропорциям телосложения среднее место между носорогами и лошадьми.

Геологический возраст и среда обитания кавказотерия. Геологическая история кавказотерия, эпоха его расцвета и среда обитания далеко неясны. Тафономические наблюдения только отчасти помогают делу.

Костеносная песчаная линза, врезанная в известняки и песчаники чокракского яруса, прослеживается на правом берегу Кубани и южной окраины Беломечетской станицы и затем выше — к югу. Мощность песчаной толщи достигает 9—10 *м*. На обнажении видны местами слабовыраженная косая слоистость, как бы завихрения, и неравномерная прокраска охрой. Основная масса костеносной толщи состоит из желтоватого, крупнозернистого, слабосцементированного песка с зернами кварца в 1,0—3,0 *мм*. Скопления серого, мелкозернистого плотносцементированного песка с зернами 0,1—0,5 *мм* расположены в этой толще небольшими участками — «гнездами» или «карманами». Крупные кости залегают в беспорядке, как правило, в крупнозернистом песке, без заметной сортировки, мелкие же обломки и изолированные зубы грызунов и мелких жвачных обнаруживаются обычно в упомянутых «гнездах» серого — иловатого песка. Судя по этим данным, беломечетское захоронение представляет, по-видимому, приустьевой — дельтовый или эстуарный участок речного потока. Река, вероятно, текла с возвышенностей Кавказской суши и, размывая в предгорьях на приморской равнине олигоценовые и миоценовые морские и пресноводные слои с первичными скелетоносными иловатыми линзами, переоткладывала их, заполняя русло. Кости от размытых и разрозненных скелетов истирались в песке и частью оказались замытыми, законсервированными до наших дней. Все они плохой сохранности, разрознены, обтерты водой и песком. Кости мелких китов минерализованы вторично сильнее, чем кости наземных форм и, вероятно, вымыты из наиболее древних — олигоценовых отложений. Наземные формы представлены[2] хищными — Amphicyon sp., Ursavus sp., Hyaena sp.; грызунами — Palaeocricetus caucasicus Arg: хоботными — Mastodon sp., Platybelodon danovi Boris.; трубкозубыми — Orycteropus sp.; непарнокопытными — Anchitherium aurelianense Cuv., Paranchitherium karpinskii Boris., Dicerorhinus caucasicus Boris; Chalicotheriidae gen. и парнокопытными — Kubanochoerus robustus Gab.; Hippopotamidae (?) gen.; Micromeryx flourensianus Lartet, Dicrocerus elegans Lartet, Paratragocerus caucasicus Soc., Eotragus of. martinianus Lartet, Hypsodontus miocenicus Soc. и др.

Этот набор родов и видов, очевидно, не представляет единого — одновозрастного фаунистического комплекса и единой экологической группировки, так как остатки могли вымываться и переоткладываться из олигоценовых и нижнемиоценовых отложений. Отнесение этой «фауны» к среднему миоцену делалось совершенно условно с оговорками и сомнениями в одновременности существования двух различных филогенетических этапов лошадиных — анхитерия и паранхитерия (2).

---

[2] По определениям А. И. Артиропуло, А. А. Борисяка, Л. К. Габуния, автора и И. И. Соколова.

Тип сохранности зубного и костного вещества описанного фрагмента не отличается заметно от основной массы костных материалов данного захоронения, в частности от остатков платибелодона.

Попытки Е. Н. Анановой отыскать остатки растений в пробах из крупнозернистых и иловатых фаций показали наличие пыльцы миоценовых видов. Судя по адаптациям массовых форм зверей, тропический характер Кавказской суши и преобладание лесного — мезофитного и болотного ландшафта в эпоху существования болотных мастодонтов и гигантских свиней сомнению не подлежит. В мезофитном — тропическом ландшафте существовал, вероятно, и кавказотерий.

Географическое распространение. До сих пор кавказотерий известен нам лишь с Кавказской олигоцено-миоценовой суши.

Организация раскопок и дальнейших палеонтологических сборов из Беломечетского местонахождения несомненно могла бы дать еще много новых и интересных фактов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргиропуло А. И. К фауне третичных Cricetidae. Докл. АН СССР, т. XX, вып. 2—3, 223—226, 1938.
2. Борисяк А. А. и Беляева Е. И. Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та, т. XV, № 3, стр. 1—116, 1948.
3. Габуния Л. К. Новый представитель Suidae из среднего миоцена Беломечетской (Северный Кавказ). Докл. АН СССР, т. 102, № 6, стр. 1203—1206, 1955.
4. Соколов И. И. Об остатках полорогих (Bovidae, Mammalia) из среднего миоцена Северного Кавказа. Докл. АН СССР, т. 67, № 6, стр. 1101—1104, 1949.

Зоологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
10 VI 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1960 № 1

И. А. ШИЛКИНА

ДРЕВЕСИНА НОВОГО РОДА И ВИДА ХВОЙНЫХ ИЗ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗЕМЛИ ФРАНЦА ИОСИФА

Нами в течение ряда лет изучаются богатейшие сборы ископаемых древесин, ежегодно находимых экспедициями Научно-исследовательского института геологии Арктики в различных районах Советской Арктики.

При исследовании древесин, собранных в 1956 г. научным сотрудником названного института В. Д. Дибнером на Земле Франца Иосифа, была обнаружена древесина хвойного, характеризующаяся только вертикальными смоляными ходами, что, как известно, является одним из основных диагностических признаков современного рода Keteleeria. Кусок этот был найден в нижнемеловых отложениях Земли Александры. Образец с таким строением был единственным и небольших размеров, что вызывало сомнение в правильности определения.

В сборах 1958 г. В. Д. Дибнера и В. К. Разина древесины с таким строением оказались более многочисленными. Собранные в отложениях нижнего мела, но на разных островах Земли Франца Иосифа, все они показывали одинаковое строение, причем в них нигде не были обнаружены горизонтальные смоляные ходы (различия состояли лишь в степени сохранности элементов древесины). Как видно из приводимого ниже анатомического описания, не только по наличию вертикальных смоляных ходов, но и по целому ряду других признаков, исследуемые образцы ископаемой древесины обнаруживают сходство со строением древесины современного рода Keteleeria.

Анатомическое описание

Слои прироста отчетливо выражены. Древесина состоит из трахеид лучевой и тяжевой паренхимы, эпителия вертикальных смоляных ходов. Лучевые трахеиды и горизонтальные смоляные ходы отсутствуют.

Трахеиды довольно длинные с более или менее заостренными окончаниями. Радиальные стенки трахеид обильно снабжены порами, тогда как на тангентальных стенках поры очень редкие и значительно мельче, чем на радиальных. Поровость однорядная и двурядная на радиальных стенках, на тангентальных — только однорядная. Однорядные поры округлые, с включенными округлыми отверстиями, расположены свободно, в беспорядке (табл. VIII, фиг. 6). Двурядные поры расположены главным образом супротивно, хотя иногда можно наблюдать двурядные поры в расположении, несколько напоминающем очередное, как это видно из табл. VIII, фиг. 8. Часто две поры плотно соприкасаются по вертикали и имеют в этом случае округло-четырехугольную форму. От выше- и нижележащих пор такие поры отделены крассулами (табл. VIII, фиг. 3). Количество и величина пор на радиальных стенках в ранней и поздней древесине несколько различны: в ранней древесине они крупнее и более многочисленные и обычно только в однорядном расположении.

Тангентальная поровость однорядная, поры мелкие, немногочисленные, расположены в беспорядке по длине трахеиды.

Трахеиды ранней и поздней древесины различаются по толщине стенок и по величине диаметров. Толщина стенок трахеид: в ранней древесине 6 μ, в нижней — 10—12 μ; радиальные диаметры: 47—73 μ в ранней древесине и 24—38 μ — в поздней; тангентальные диаметры соответственно 24—38 μ и 26—52 μ.

Древесная паренхима, более или менее обильна, выражена на тангентальном срезе, а на поперечном неразличима, так как имеет толщину стенок, равную стенкам трахеид. Диффузная. Поперечные стенки паренхимы гладкие (табл. VIII, фиг. 7), поры встречаются очень редко, полуокаймленные, довольно мелкие.

Граница слоев прироста выражена очень отчетливо, прямая. Переход от ранней древесины к поздней более или менее постепенный, на границе слоев прироста 5—6 слоев трахеид сплюснуты в радиальном направлении. Ширина зоны ранней древесины часто равна ширине поздней, а иногда зона поздней древесины шире, чем ранней. Количество трахеид в одном слое прироста по радиусу колеблется от 19 до 28 слоев. Трахеиды в поперечном сечении имеют четырех- и многоугольные очертания. В ранней древесине очертания полости совпадают с очертаниями стенок, а в поздней полость имеет округло-овальное очертание: трахеиды тесно сомкнуты и межклетников не образуют.

Лучи умеренно-многочисленные, главным образом однорядные, иногда частично двурядные. Кроме того, на тангентальном срезе древесины обр. 33 отмечены два луча, имеющие по одному трехрядному слою [подобно лучам Cedrus brevifolia (Hooker) Henry, изображенным на табл. 229, фиг. 3, в работе Грегуша (3)]. Высота лучей от 1 до 24 слоев клеток (обычно 3—12); лучи состоят только из лучевой паренхимы, лучевые трахеиды отсутствуют. На радиальных стенках лучей на полях перекреста расположены таксодиоидные поры по 1—3 на поле перекреста (иногда до 4). Радиальные и тангентальные стенки лучей сильно пористые (абиетоидная поровость).

Смоляные ходы только вертикальные (табл. VIII, фиг. 1, 4), не травматические, одиночные, иногда сближены по 2; расположены в ранней или чаще поздней древесине. Выстилающий эпителий однорядный, со стенками средней толщины (тоньше, чем у Picea, но толще, чем у Pinus). Смоляные ходы имеются почти в каждом слое прироста.

Обоснование определения

Основным диагностическим признаком исследованной древесины является наличие вертикальных смоляных ходов при полном отсутствии горизонтальных. По этому признаку и по целому ряду других особенностей, имеющих диагностическое значение, исследуемая древесина обнаруживает сходство со строением древесины рода Keteleeria.

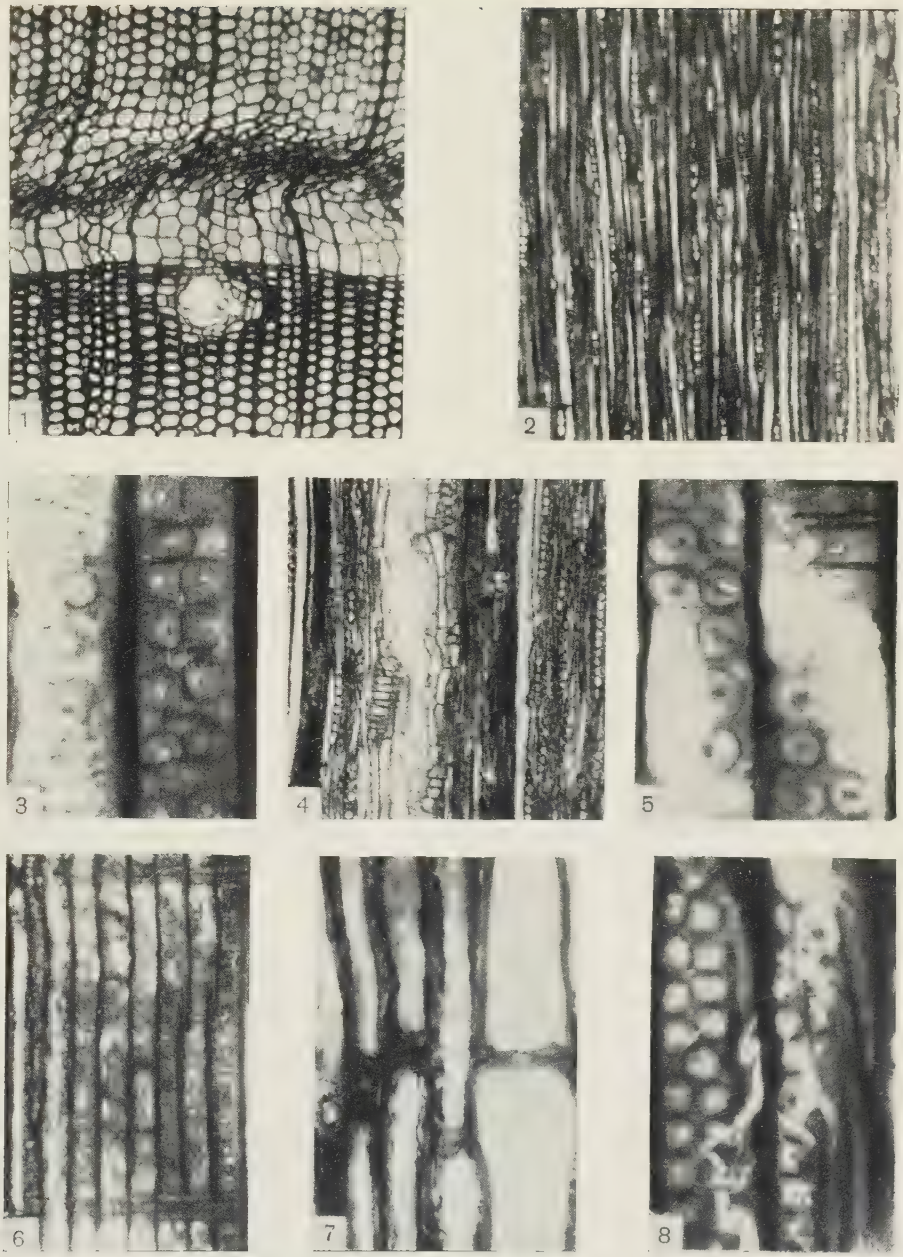
Наличие только вертикальных смоляных ходов у кетелеерии не всеми авторами признано (5, 8).

Мы, на основании использованной литературы (1, 4, 7 и др.) и собственных наблюдений, считаем, что древесине Keteleeria свойственны только вертикальные смоляные ходы нормального типа.

Только вертикальные смоляные ходы могут встречаться и в древесине других семейств, например у Taxodiaceae, Cupressaceae. Но эти ходы травматического происхождения, которые характеризуются тем, что встречаются обычно не в каждом слое и, как правило, образуют скопления в виде тангентально вытянутых цепочек различной длины. Кроме того, эти смоляные ходы не имеют настоящего выстилающего эпителия.

В нашем случае смоляные ходы одиночные (табл. VIII, фиг. 1) или реже сомкнуты по 2. Встречаются они почти в каждом слое прироста. Так, на шлифе из обр. 33 из 14 колец на расстоянии 1,7 *см* по окружности только 3 кольца не имеют смоляных ходов, причем у двух из них очень

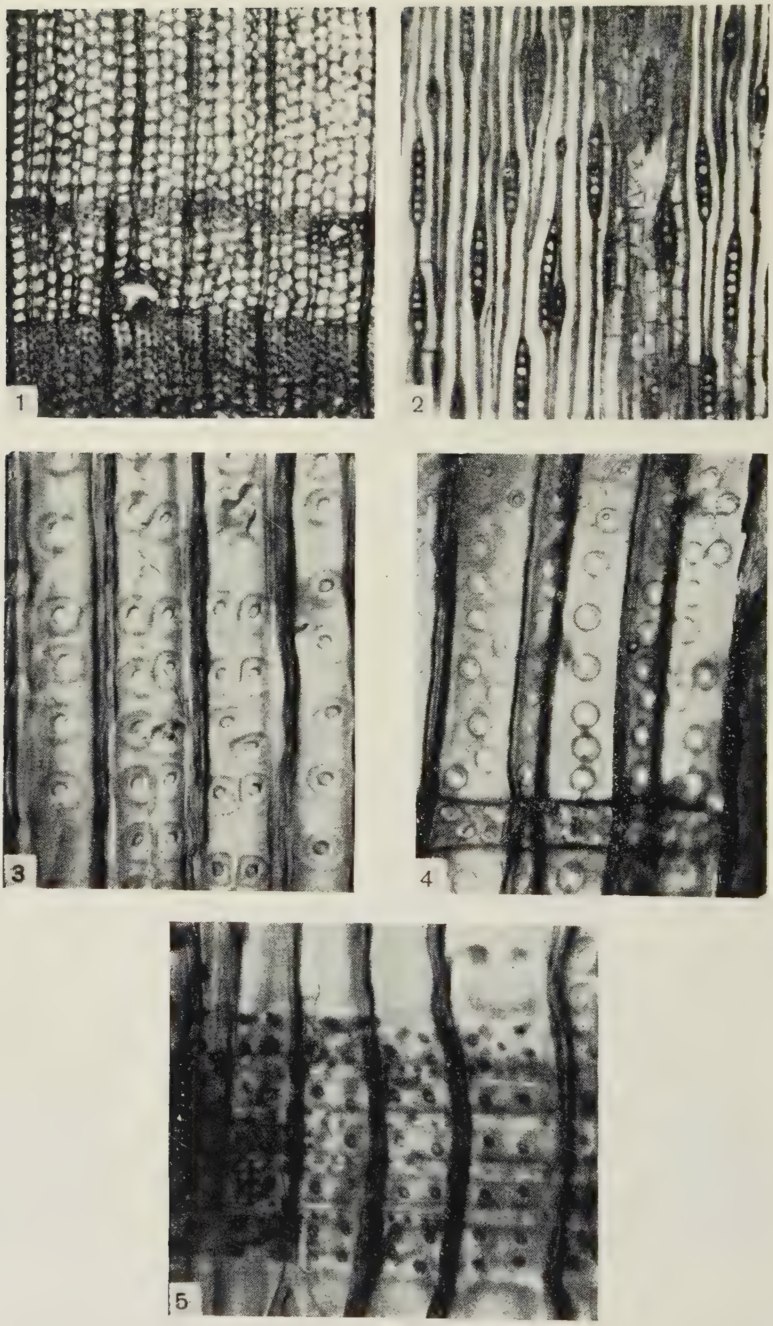
ТАБЛИЦА VIII



Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1—8. Keteleerioxylon arcticum Shilkina, sp. nov.; голотип № 33 (фиг. 1—7); экз. № 27 (фиг. 8): 1 — поперечный срез (×98); 2 — тангентальный срез (×98); 3 — радиальная поровость трахеид; между парами пор видны крассулы (×470); 4 — вертикальный смоляной ход на тангентальном срезе (×98); 5 — радиальный срез; двурядная поровость трахеид и поры на полях перекреста (×470); 6 — радиальный срез; однорядная поровость трахеид (×98); 7 — тангентальный срез; паренхимные клетки с гладкими поперечными стенками (×470); 8 — радиальный срез, двурядные поры с супротивном и очередном расположении (×470).

ТАБЛИЦА IX



Объяснение к таблице IX

Фиг. 1—5. Keteleeria Fortunei Carr. (современный вид): 1 — поперечный срез (×98); 2 — тангентальный срез (×98); 3 — радиальный срез; двурядная поровость трахеид (×470); 4 — радиальный срез; однородная поровость трахеид и поры на полях перекреста однослойного луча (×470); 5 — радиальный срез; поры на полях перекреста (×470) сильно смята зона ранней и частично поздней древесины, поэтому вполне возможно предположить, что эти слои тоже имели смоляные ходы, и только в одном кольце на всем протяжении шлифа не отмечено ни одного смоляного хода. Но, как показали проведенные наблюдения, и у некоторых видов современной Keteleeria не во всех слоях встречаются смоляные ходы. Так, у K. Fortunei на расстоянии в 1,4 *см* по окружности из 12 слоев прироста 2 слоя не содержали смоляных ходов.

Таким образом, вертикальные смоляные ходы, характер их расположения в слоях прироста и выстилающий эпителий тождественны у исследованной ископаемой древесины и у современных видов Keteleeria (табл. VIII, фиг. 1, 5; табл. IX, фиг. 1, 2).

Помимо этого сходства, как уже говорилось выше, ископаемая древесина сходна с современной кетелеерией и по целому ряду других признаков. Как явствует из описаний анатомического строения указанных древесин, поровость трахеид оказывается тождественной как у ископаемой, так и у современной древесины: однорядные поры лежат свободно, округлые и разбросаны в беспорядке; при двурядной поровости характерно слияние двух пор по вертикали, что является и особенностью рода Keteleeria по сравнению с древесиной других современных хвойных (табл. IX, фиг. 3). Далее, высота лучей, характер поровости полей перекреста, поровость тангентальных и радиальных стенок лучевых клеток — все эти признаки совпадают у ископаемой и современной древесины.

Кроме того, характерным признаком Keteleeria является наличие древесной паренхимы. Исследованная ископаемая древесина также содержит ее (табл. VIII, фиг. 7). Но здесь есть различия: поперечная стенка паренхимы у современной древесины узелковая, а у ископаемой — гладкая. Различия между этими древесинами выражаются еще и в наличии у ископаемой древесины лучей с трехрядными слоями — у современной кетелеерии таковые не были отмечены, а также в наличии четырехугольных пор на стенках трахеид, иногда в расположении, несколько напоминающем очередное. У Keteleeria тоже встречаются поры в подобном расположении (8), но они более округлые.

Таким образом, как видно из приведенного выше описания и сравнения форм современной и ископаемой древесины, черты сходства исследованной нами древесины с древесиной современных кетелеерий настолько велики, что мы считаем себя вправе выделить ее в особый формальный род Keteleerioxylon. Видовой эпитет нашего образца дан по его местонахождению в Арктике.

Следует отметить, что в палеоботанической литературе известны древесины, имеющие только вертикальные смоляные ходы. Впервые такая древесина была описана Готаном (2) под названием Protopiceoxylon extinctum из нижнего мела Земли Короля Карла. В последующие годы было описано еще 5 видов древесин, относимых к этому роду и имеющих также только вертикальные смоляные ходы, а именно: P. arcticum Stopes, P. edwardsi Stopes, P. johnsoni (Schröter) Eckhold, P. wardii Walton, P. lindleyanum (Stopes) Eckhold.

Крейзель при составлении сводки об ископаемых древесинах хвойных (6) включил первые пять видов в род Pinoxylon, а последний — P. lindleyanum — отнес к роду Planoxylon, упразднив, таким образом, род Protopiceoxylon вообще.

Характерными признаками для рода Pinoxylon, по Крейзелю, являются смешанный тип поровости трахеид, наличие вертикальных смоляных ходов и травматических горизонтальных. Древесная паренхима может присутствовать или отсутствовать. Наличие смешанного типа поровости уже исключает возможность отождествления этих видов с нашим образцом, кроме того, и P. extinctum, P. arcticum и P. edwardsi не имеют паренхимы, но имеют лучевые трахеиды; P. johnsoni и P. wardii имеют паренхиму, но двурядная поровость трахеид у них типично араукариоидная.

чего не наблюдается у исследованных нами образцов ископаемой древесины. Род Planoxylon характеризуется 1—3-рядной поровостью трахеид, главным образом араукариоидного типа, что также полностью исключает возможность отождествления.

Как известно, Keteleeria в настоящее время имеет очень ограниченный ареал распространения (Центр, Западный, Юго-Западный и Юго-Восточный Китай и о. Тайвань), хотя несомненно она имела свою историю и была в прошлом распространена значительно шире. В ископаемом состоянии до настоящего времени остатки Keteleeria известны в виде отпечатков листьев, остатков шишек и семян из третичных отложений, и лишь недостоверные остатки чешуй шишек были отмечены в отложениях верхнего мела. Древесина же не была найдена вообще. Поэтому нахождение древесины в нижнемеловых отложениях с признаками строения кетелеерии безусловно представляет значительный интерес. Но мы склонны считать, что наш образец не относится к роду Keteleeria в современных границах этого таксона, а, по-видимому, представляет собою древесину из какой-то группы хвойных, являющуюся как бы переходной ступенью от древесин без смоляных ходов семейства сосновых к древесинам со смоляными ходами типа Pinus, Picea или Larix. Есть основания полагать, что эта переходная группа в прошлом была представлена значительно шире, чем сейчас, когда от нее сохранились, по-видимому, только виды рода Keteleeria.

Род Keteleerioxylon Shilkina, gen. nov.

Тип рода — Keteleerioxylon arcticum Shilkina, sp. nov.; нижний мел.

Диагноз. Древесина с отчетливо выраженными годичными слоями. Состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы и клеток выстилающего эпителия вертикальных смоляных ходов. Трахеиды в сечении округло-многоугольные, тонкостенные в ранней древесине и с утолщенными стенками — в поздней. Поровость трахеид одно-двурядная. Двурядные поры в супротивном и иногда в плохо выраженном, очередном расположении, отверстия пор округлые, включенные. Крассулы имеются. Граница годичных слоев выражена отчетливо, переход от ранней древесины к поздней — постепенный. Лучи однорядные, иногда частично двурядные, от 1 до 24 слоев клеток в высоту. Поры таксодиоидные по 1—3 (до 4) на поле перекреста; радиальные и тангентальные стенки клеток лучей обильно пористые (абиетоидная поровость). Смоляные ходы только вертикальные, стенки выстилающего эпителия слабо утолщены. Тангентальные смоляные ходы и лучевые трахеиды отсутствуют.

Местонахождение. Земля Александры (обр. 27); о-в Циглера, мыс Дайка (обр. 33); о-в Гукера, мыс Медвежий (обр. 54, 55, 65, 66).

Исследованный материал. Колл. № 570, обр. 27, 33, 54, 55, 65, 66.

Keteleerioxylon arcticum Shilkina, sr. nov.

Табл. VIII, фиг. 1—8

Голотип — отдел Палеоботаники БИН АН СССР, колл. № 570, обр. 33; нижний мел Земли Франца Иосифа.

Диагноз вида совпадает с диагнозом рода.

В заключение выражаю глубокую признательность и благодарность В. Д. Дибнеру и В. К. Разину за образцы, доставленные и переданные мне на определение, и проф. А. А. Яценко-Хмелевскому за консультации при подготовке настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа, т. 1, Ереван, 1954.
2. Gothan W. Die fossilen hölzer König Karls Land. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens Handlungar, Bd. 42, № 10, 1907.
3. Greguss P. Xylotomische Bestimmung der Heute Lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955.
4. T'ien-Hsiang Ho. Wood structure of Tsuga longibracteata and Taxus chinensis. Quart. J. Taiwan Museum, col. II, № 1, 1949.
5. Kanehira R. Identification of the important japanese woods by anatomical characters. Taihoku — Formosa, 1921.
6. Kräusel R. Die fossilen Coniferenhölzer. Tl. II, Paleontographica B., Bd. XXXXIX, 1949.
7. Phillips E. W. Identification of Softwoods by their Microscopic structure, Forest Prod. Res. Bull. № 22, 1949.
8. Tang Y. Anatomical studies and identification of Chinense softwoods. Bull. Memorial Inst. Biol., vol. IV, № 7, 1933.

Ботанический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
21 IX 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1960 № 1

ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

Н. А. БОЛХОВИТИНА

НАИМЕНОВАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ПЫЛЬЦЫ И СПОР В СООТВЕТСТВИИ С МЕЖДУНАРОДНЫМИ ПРАВИЛАМИ БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ

В течение двух последних десятилетий многочисленными палинологическими лабораториями в СССР накоплен огромный материал по изучению ископаемых спор и пыльцы, которые классифицируются авторами по-разному. Одни палинологи определяют споры и пыльцу по естественной системе до видов, родов, семейств или классов, другие придерживаются искусственных или приближенно-естественных систем. При этом часто описание видов и родов растений по спорам и пыльце делается без соблюдения правил описания и наименования, принятых в ботанике и палеонтологии. Поэтому результаты изучения одновозрастных спорово-пыльцевых комплексов часто бывают не сравнимыми. В нашей общей дальнейшей работе необходимо правильно и единообразно описывать и называть роды и виды ископаемых растений, выделенных по спорам и пыльце, как по естественной, так и по искусственной системам.

В настоящее время по комплексам спор и пыльцы удается устанавливать геологический возраст пород до отдела и в ряде случаев до яруса. Однако при определении пыльцы и спор по естественной системе только до семейства и рода обнаруживается, что списки для нескольких ярусов (например, бата и байоса, валанжина, готерива и баррема) оказываются почти тождественными. По таким идентичным или весьма близким друг к другу спискам пыльцы и спор трудно, а часто и совсем невозможно расчленить отложения на ярусы. Отсюда следует, что без определений ископаемых спор и пыльцы до вида нельзя перейти к расчленению отложений до яруса и более дробных стратиграфических подразделений.

Споры и пыльца ископаемых растений, рассеянные в породе, представляют собою часть целого растения; другие части этого растения обычно не сохраняются. Это обстоятельство обуславливает особые трудности при определении спор и пыльцы по естественной системе растений и заставляет часто прибегать к искусственной классификации особенно в отношении пыльцы и спор дочетвертичного времени.

Лишь в очень редких случаях удается найти отпечатки листьев с сохранившимися спорангиями и спорами в них. Тогда споры могут быть названы соответственно наименованиям отпечатков листьев или спороношений. Однако цветки покрытосемянных растений с пыльниками и пыльцой в них, а также мужские шишки хвойных, как правило, не сохраняются в ископаемом состоянии. Поэтому практически исключается возможность наименования пыльцы хвойных и покрытосемянных растений непосредственно по продуцировавшим их материнским растениям. Таким образом, определение по естественной системе может производиться только путем сопоставления ископаемых спор и пыльцы со спорами и пыльцой современных или ископаемых растений из спорангиев. Поэтому при определении ископаемых пыльцы и спор особое значение приобретают вопросы классификации по естественной или искусственной системам. При классификации необходимо строго придерживаться определенных правил номенклатуры и таксономии.

Этим вопросам уделяли много внимания, особенно в последнее десятилетие. Так, можно указать на работы Л. А. Куприяновой (3), Е. Д. Заклинской (1), Р. Потонье (10, 11, 12, 13, 14,), Р. Потонье и Г. Кремпа (15), Р. Потонье, П. Томсона и Ф. Тиргарта (16), статьи А. Траверса (19, 20), В. Круча (9), П. Томсона и Г. Пфлуга (18), Г. Рауза (17).

На VIII Международном Ботаническом конгрессе 1954 года был утвержден новый Международный кодекс ботанической номенклатуры, изданный на английском, французском и немецком языках в 1956 году, а позднее на испанском и русском языках.

В Международном кодексе ботанической номенклатуры (4), в Приложении II, касающемся наименований ископаемых растений, дается ряд Статей и Советов, которые могут быть применены к ископаемым спорам и пыльце.

Положение спор и пыльцы среди других ископаемых остатков растений пояснено на схеме.

Схема соподчинения разделов палеоботаники

<table>
<tr><td colspan="8">Палеонтология</td></tr>
<tr><td>Палеозоология</td><td colspan="7">Палеоботаника</td></tr>
<tr><td rowspan="3"></td><td>остатки, дающие представление о целом организме: створки диатомовых, силикофлягеллаты, перидинеи</td><td colspan="6">отдельные органы целого растения или части органов, рассеянные в породе</td></tr>
<tr><td rowspan="2"></td><td rowspan="2">отпечатки и остатки листьев</td><td rowspan="2">древесины</td><td rowspan="2">шишки, плоды, семена</td><td rowspan="2">кутикулы</td><td rowspan="2">споры и пыльца (sporae dispersae)</td><td>спороношения</td></tr>
<tr><td>споры, выделенные из спорангиев (sporae in situ)</td></tr>
</table>

Кроме описания и классификации остатков, дающих представление о целом организме (например, диатомовые водоросли, перидинеи), палеоботаника изучает отдельные органы или части органов ископаемых растений, рассеянные в породе и обычно не связанные друг с другом. К та-

Примеры наименований ископаемых растений по естест

Отпечатки листьев		
отпечатки листьев, найденные в породе в рассеянном состоянии		
естественный род и вид	род и вид по органу	формальный род и вид
Platanus embicola Vakhr. Сем. Platanaceae	Osmundopsis sturii (Raciborski) Harris Сем. Osmundaceae	Glossopteris browniana Brongniart Группа Glossopterides

ким органам и их частям относятся: отпечатки листьев, стволы, древесины, плоды, семена, кутикулы, спороношения, споры и пыльца. Так как пыльца и споры являются такими же отдельными, рассеянными в породе частями органов, как и другие части ископаемых растений, то на них также распространяются положения, установленные Международным кодексом ботанической номенклатуры.

Приведем пример применения положений Международного кодекса к наименованию ископаемых пыльцы и спор. Для этого сопоставим наименования родов по отпечаткам листьев и микро- и макроспорам (см. стр. 120—121). В первой графе обеих категорий органов (отпечатков листьев, спор и пыльцы) род назван по естественной системе: Platanus embicola Vakhr. для отпечатков листьев и Lygodium clarum K.— M. для спор. Оба рода входят в соответствующие семейства и содержат как ископаемые, так и современные виды. Если ископаемые споры или пыльца отождествлены с современным видом, то споры такого вида называются родовым и видовым наименованием по естественной системе растений. Если ископаемые споры или пыльца имеют признаки современного рода, то они называются соответствующим родовым наименованием и установлением нового ископаемого вида. В названии вида (видовом эпитете) в этом случае желательно отметить морфологические особенности спор или пыльцы, но можно назвать их и по месту нахождения или применить какой-либо другой эпитет. Следовательно, ископаемым спорам и пыльце, найденным в отложениях в рассеянном состоянии (sporae dispersae), должно присваиваться наименование этого растения в том случае, когда споры или пыльца ископаемого вида могут быть отождествлены со спорами или пыльцой современного вида. Если же отпечатки листьев, споры или пыльца имеют признаки современного рода, но не сопоставляются с определенным видом этого рода, то они могут выделяться в новый вид ископаемого растения того же рода.

Однако многие ископаемые споры и пыльца не могут быть точно сопоставлены с микроспорами современных или ископаемых растений вследствие недостаточной изученности последних. Кроме того, среди ископаемых родов есть такие, которые близки, но не тождественны тому или иному роду современных или ископаемых растений. В таких случаях выделяют так называемые роды по органам [1].

В Статье PB. I Приложения II Международного кодекса ботанической номенклатуры сказано: «Так как названия видов и, следовательно, многих вышестоящих таксонов [2] ископаемых растений обычно бывают основаны на экземплярах обособленных органов и так как связь между этими органами только редко может быть доказана, различают роды по органам (organo-genera) и формальные роды (forma-genera), как таксоны, в пределах которых могут признаваться виды» (4, стр. 64).

---

[1] Иногда их называют также «орган-роды».

[2] Таксон (taxon), таксоны (taxa) — систематические категории любого ранга.

Таксономия — раздел систематики, занимающийся установлением таксонов, их объемом и взаимным соподчинением.

венной и искусственной (морфографической) системам

Споры и пыльца			
споры, найденные в породе в рассеянном состоянии (spora edispersae)			споры, найденные в спороношении (sporae in situ)
естественный род и вид	род и вид по органу	формальный род и вид	
Lygodium clarum K.—M. Сем. Schizaeaceae	Lygodioisporites solidus R. Pot. Сем. Schizaeaceae	Deltoidospora haelii Miner Infraturma Laevigati	

«Род по органам — это род, отличительные признаки которого взяты от отдельных органов одной и той же морфологической категории или же от ограниченных групп органов, соединенных вместе» (4, стр. 64).

Роды по органам (organo-genera) — это такие роды, диагностические признаки которых указывают на определенную степень естественного родства по отношению к семейству или роду. Род по органу может быть включен в естественное семейство. Международный кодекс ботанической номенклатуры признает роды по органам в качестве таксонов, в пределах которых можно выделять виды.

В Совете PB. 6A к Статье PB. 6 Приложения II говорится, что «Автору, описывающему роды по органам, следует ясно указывать, для каких именно органов данный род устанавливается.

Желательно, чтобы название показывало морфологическую категорию данного органа (для листьев сочетание с phyllum, для плодоношений — с carpus или theca и т. д.)» (4, стр. 65).

Эта рекомендация предусматривает в случае названия рода по органу, по спорам и пыльце добавление к названию рода окончания sporites, pollenites, sporis или pollis. Примеры:

по листовым отпечаткам — Osmundopsis sturii (Raciborsuki) Harris; семейство Osmundaceae;

по спорам — 1) Lygodioisporites solidus R. Pot. семейство Schizaeaceae, 2) Osmundacidites comaumensis (Cookson); семейство Osmundaceae.

Однако, как показывает практика, этой рекомендации далеко не всегда следуют палеоботаники, изучающие листовые отпечатки. Многие палинологи считают, что прибавление этих окончаний нецелесообразно, так как оно удлиняет, усложняет название рода. Обычно при описании пыльцы и спор автор всегда указывает в тексте, что его описание относится к микро- или макроспорам. Это бывает так же ясно, если составляется атлас с описаниями пыльцы и спор или издается статья с описанием ископаемых микроспор. Если же для обоснования геологического возраста в статье или работе приводится список пыльцы и спор, то об этом можно упомянуть в тексте.

В том случае, когда споры найдены в спороношении, наименование относится к «ограниченной группе органов, соединенных вместе», т. е. соответствует также определению рода по органу. В таком случае споры получают название рода этого спороношения или материнского растения. Пример: споры Senftenbergia plumosa Artis.

Однако название рода по материнскому растению нужно давать с осторожностью, так как иногда встречаются случаи конвергенции спор разных родов.

Ископаемые роды пыльцы и спор, которые не имеют признаков, сближающих их с родами или семействами естественной системы, выделяются в формальные роды (forma-genera).

«Формальный род — это род, сохраняемый для классификации таких ископаемых экземпляров, которым недостает отличительных признаков, показывающих естественное родство, но которым нужно, по практическим соображениям, присвоить бинарные названия. Формальные роды искусственны в различной степени» (4, стр. 64).

Формальные роды являются такими родами, которые должны определять место микроспор или других частей растений в искусственной (морфографической) системе. Р. Потонье дает следующее определение слова морфография: «Морфография (применительно к изучению рассеянных спор — спорография) — это описание и классификация рассеянных по их внешним признакам, без установления генетических связей наблюдаемых объектов» (14, стр. 106).

Формальные роды совершенно искусственны, так как они объединяют споры и пыльцу или другие остатки растений, принадлежащие к различным семействам или даже классам естественной системы, например,— к папоротникам и птеридоспермам или каламитам и папоротникам (споры с гладкой экзиной).

Примеры названий формальных родов:

по отпечаткам: Gangamopteris angustifolia Mc Coy; Glossopteris browniana Brongniart;

по спорам — Triquitrites arculatus Wilson et Coe; Tripartites vetustus Schemel.

В литературе встречаются случаи, когда формальные роды помещают в естественные семейства, соединяя таким образом естественную и искусственную системы. Например, Б. В. Тимофеев (7) формальные роды Dasidiacrodium Timofejew, Trachidiacrodium Timofejew и другие соединяет в семейство Diacrodiaceae Timofejew. Если бы Б. В. Тимофеев выделил естественное семейство Diacrodiaceae, то он должен был бы поместить его в какой-либо порядок, класс и отдел естественной системы. Однако автор пишет: «Систематическая принадлежность Diacrodiaceae неясна. Несомненной является только их принадлежность к водорослям, вероятно, к одноклеточному фитопланктону. Диакродии могут быть сближены с Peridinea» (стр. 95). Выделенные Тимофеевым роды одноклеточных организмов являются типичными формальными родами, систематическая принадлежность которых к естественным семействам, порядкам и классам не установлена. Поэтому они должны были бы быть помещены в искусственную систему, а не входить в естественные семейства.

Соподчинение формальных родов естественным семействам неправильно, формальные роды могут входить только в вышестоящие таксоны искусственных (морфографических) систем и связываться в высших подразделениях с классами или порядками естественной системы, не входя в них. В наименование формального рода не следует включать название рода или семейства, чтобы не давать повод считать этот формальный род родственным естественному роду или семейству.

В примечании к Совету РВ. 6С Международного кодекса сказано: «В то время как роды по органам можно группировать в семейства, которым даются названия по одному из их родов, оканчивающихся на-aceae, формальные роды не следует помещать в группы с названиями, позволяющими думать, что дело идет о естественных семействах» (4, стр. 65).

Для естественной системы растений Международный кодекс устанавливает твердую соподчиненность таксонов, следование которой строго обязательно для всех ботаников. Статья 3 гласит: «Основные ранги таксонов в восходящем порядке следующие: вид (species), род (genus), семейство (familia), порядок (ordo), класс (classis), отдел (divisio). Каждый вид, таким образом, принадлежит (должен быть отнесен) к какому-нибудь роду, каждый род к какому-нибудь семейству (за исключением некоторых искусственных групп ископаемых растений) и т. д.» (4, стр. 18).

Для классификации формальных родов пыльцы и спор Международным кодексом не установлена какая-либо искусственная система, следовать которой было бы обязательно. Таким образом, классификация формальных родов может производиться по любой из искусственных систем, лишь бы она производилась последовательно. Искусственная система не должна быть смешана с естественной системой, с которой она не имеет ничего общего. Примером такой искусственной системы может служить система, примененная Потонье (11).

Искусственная система

Таксоны	Пример
ANTHETURMA	SPORITES H. POT.
TURMA	TRILETES REINSCH, 1881
SUBTURMA	AZONOTRILETES LUBER, 1935
Infraturma	Laevigati Bennie et Kidston, 1886
Forma-genus et forma-species	Deltoidospora hallii Miner, 1936. Родство к: Gleichenites, Gleicheniopsis —

Статья РВ. 2 Приложения II гласит: «Общие правила для наименования современных растений относятся так же к названиям ископаемых растений и к названиям родов по органам и формальных родов» (4, стр. 64).

Из этих правил следует напомнить, что споры или пыльца, отнесенные по генетической системе к какому-либо роду, роду по органу или выделенные в формальный род, должны иметь бинарное наименование.

Для дробного стратиграфического расчленения отложений по спорам и пыльце это указание особенно важно в связи с тем, что многие роды, выделенные по спорам и пыльце, существовали продолжительное время, например, в течение юрского и мелового периодов, и не могут поэтому служить в качестве стратиграфического индикатора. Для детального стратиграфического расчленения необходимо выделять виды, которые характеризуются ограниченным временем своего существования. Выделение видов растений по спорам или пыльце, их правильное наименование и описание позволят точно определять пыльцу и споры, которые характерны для различных ярусов из разных географических пунктов, часто удаленных друг от друга. Это даст возможность производить дробное стратиграфическое подразделение осадков и определять ареалы видов в ту или другую эпоху.

В Международном кодексе ботанической номенклатуры указано, что родовые названия и наименования единиц более высокого таксономического ранга, начиная с 1953 г., считаются действительными только в том случае, если они сопровождаются описанием этой таксономической единицы или указанием на ранее опубликованное действующее описание.

Кроме того, согласно статье 36 того же кодекса «Название нового таксона ископаемых растений, обнародованное начиная с 1 января 1912 г., чтобы быть действительно обнародованным, должно сопровождаться, в дополнение к описанию, изображением или рисунком, показывающим существенные признаки, или ссылкою на ранее эффективно обнародованное изображение или рисунок» (4, стр. 135).

Статья 44 гласит: «Начиная с 1 января 1953 г., новое название, обнародованное без ясного указания на ранг того таксона, к которому оно относится, не является действительно обнародованным» (4, стр. 38).

Эти указания относятся как к современным растениям, так и к ископаемым. Соответственно это касается пыльцы и спор, определяемых как по естественной системе, так и по искусственной, т. е. к видам, родам, родам по органам и формальным родам. При описании пыльцы и спор следует придерживаться метода типов, рекомендованного Международным кодексом ботанической номенклатуры (4).

Принципу типификации или методу типов Международный кодекс, установленный в 1954 г., уделяет большее внимание, чем это было в ранее изданных Международных правилах ботанической номенклатуры.

В первой части кодекса, которая названа «Принципы», изложены основные положения для системы ботанической номенклатуры. Второй принцип гласит: «Применение названий таксономических групп определяется при помощи номенклатурных типов» (4, стр. 17). Основным при применении метода типов является понятие номенклатурный тип.

«Номенклатурный тип (typus) — это та составная часть таксона, с которой постоянно связывается название данного таксона, будь то признаваемое название или синоним» (4, стр. 20).

Номенклатурный тип является основным элементом таксономической единицы. Так, в Статье 9 сказано: «Номенклатурный тип порядка или любого другого таксона рангом между порядком и семейством — это то семейство, название которого основано на том же самом родовом названии; номенклатурный тип семейства или любого таксона между семейством и родом — этот тот род, на настоящем или прежнем названии которого основано название данного таксона; номенклатурный тип рода или любого таксона между родом и видом — это вид» (4, стр. 21). Часто он называется типом рода.

Типом рода ископаемых растений является вид, который был описан первым и который отличается признаками, необходимыми для того, чтобы отличать данный род от других родов.

Типом вида является отдельный экземпляр, который называется голотипом «Голотип („тип“) — это тот экземпляр или другой элемент, который автор использует или указывает как номенклатурный тип» (4, стр. 20). Таким образом, голотип является номенклатурным типом для вида, т. е. это экземпляр, с которым связано название вида. Устанавливая новый вид, автор должен выбрать один экземпляр из имеющегося у него материала и указать, что он является голотипом. Голотип должен иметь все основные признаки нового вида, а в случае ископаемых растений (в том числе спор и пыльцы) быть хорошей сохранности. Голотипом обычно является первый описанный и изображенный экземпляр, который имеет признаки, необходимые для отличия этого вида от других видов.

К основным типам относятся также лектотип и неотип. Кроме того, в палеозоологии и палеоботанике существуют еще несколько категорий типового материала, которые в практической работе при описании видов употребляются редко. К ним относятся: паратип, изотип, котип, синтип, аутотип, топотип, плезиотип. Определения всех этих понятий не тождественны у палеозоологов и палеоботаников. В настоящей статье мы не имеем возможности критиковать или вступать в полемику по поводу сущности этих категорий. Поэтому мы отсылаем читателя к работам, где даны определения этих терминов (4, 5, 6, 8, 14).

Так как палеозоология и палеоботаника являются отраслями одной и той же науки палеонтологии, то было бы целесообразно унифицировать определения типового материала для них обоих. Тогда палеозоологи и палеоботаники стали бы описывать новые виды и роды однотипно.

Международные правила прямо указывают, что метод типов распространяется на роды по органам и формальные роды, которые основаны на микроскопических остатках. Так, в Разделе 2, Примечании 5, к Статье 7 сказано: «Вышеуказанная типификация применяется так же для родов по органам, формальных родов, родов, основанных на растительных микрофоссилиях (пыльца, споры и т. д.), родов несовершенных грибов и любых других аналогичных родов или таксонов более низкого ранга» (4, стр. 20).

Метод типов и правила приоритета распространяются на наименования формальных родов и видов, если их объем примерно соответствует объему рода или вида по естественной системе. Такой формальный род может быть помещен в искусственную систему или связан с естественной системой. Единицы более высокого таксономического ранга, чем род искусственной системы, не подвержены правилам приоритета и методу типов. Эти единицы не имеют ничего общего с родами и семействами естественной системы и служат только для обозначения и разделения спор и пыльцы, являются средством для сопоставления и определения.

Для того чтобы споры и пыльца видов и родов ископаемых растений могли быть сопоставлены с близкими им видами и родами, необходимо придерживаться определенного порядка и правил, принятых для описания палеонтологических объектов. Порядок описания должен быть одинаковым во всей работе, посвященной описанию спор и пыльцы.

Порядок морфологического описания микроспор может быть разработан авторитетной комиссией и одобрен совещанием палинологов. На ближайшее время, пока такого постановления нет, можно использовать порядок морфологического описания, принятый для описания родов при подготовке руководства «Основы палеонтологии». При описании видов можно придерживаться примерно такого же порядка.

Описание спор и пыльцы новых родов и видов растений должно быть возможно полным, но вместе с тем ясным и кратким.

Для описания рода можно предложить следующую схему:

1. При описании рода название его пишется в виде заголовка. При описании нового рода после него ставится фамилия автора по латыни и «gen. nov», а для старого, т. е. ранее описанного рода, пишется полная фамилия автора по латыни и год опубликования, отделенный запятой.

2. Синонимия. В синонимии перечисляются все ранее описанные роды, объем которых соответствует объему описываемого рода, или роды, полностью входящие в него, как часть. Родовые названия в синонимии приводятся в хронологическом порядке их опубликования. После каждого синонима рода (без видового названия и без автора рода) ставится двоеточие и в строчку пишутся в хронологическом порядке фамилии всех авторов на языке оригинала, описавших виды под этим названием: автор, год выпуска работы, сокращенное название журнала (без названия работы или книги), страница. Название работы или книги приводить не обязательно, так как его можно найти в списке литературы в конце работы. Следующий синоним пишется с новой строки.

3. Тип рода пишется с фамилией автора и годом опубликования; тип рода дается под тем родовым названием, под которым он приведен у первого автора. Желательно указание возраста и местонахождения.

4. Диагноз или краткое описание: а) указывается характер аппарата прорастания (щель разверзания, борозда, пора, число пор или борозд), присутствие и характер воздушных мешков; б) размер в полюсном и экваториальном положении, а для треугольных и округлых зерен диаметр; в) очертание зерен; г) характер и особенности экзины (смятость, толщина, слоистость); д) скульптура, структура (текстура) экзины.

5. Сравнение дается только с родами того же семейства.

6. Описывается состав рода с указанием возраста, распространения видов и указываются основные ошибки в понимании объема рода.

7. Родство. Если описывается род по органу, то указывается его родство с естественными родами или семейством. При описании формального рода автор указывает на предположительное родство только по отношению к высшим подразделениям естественной системы, т. е. порядкам или классам. Например, порядок Ginkgoales, или класс Musci. Последние сведения не обязательны.

8. Географическое распространение и геологический возраст.

Пример:

Род Cupressacites Bolkhovitina, 1955

Pollenites: Малявкина, 1949, стр. 129.

Тип рода.— Pollenites ahyatus Maljavkina, 1949.

Описание. Пыльцевые зерна однопоровые, $d = 21—40\ \mu$, округлые, часто угловатые, иногда с глубокой трещиной. Экзина смята мелкими или крупными тангентальными складками, тонкая, однослойная, гладкая или мелкозернистая, прозрачная. Пора не обозначается, но, по-видимому, растрескивание пыльцевого зерна происходит по ней.

Сравнение. В род по органу Cupressacites Bolkh. объединены пыльцевые зерна, близкие современным родам Thujopsis Sieb. et Zucc., Torreya Arnott, Thuja (L.) Tourn., Juniperus L., Cupressus (L.) Tourn., так как пыльцевые зерна этих родов в ископаемом состоянии практически не отличимы друг от друга. Род содержит три вида: C. russeus Bolkh., C. coriaceus Bolkh., C. minor (Mal.) Bolkh. Вид C. russeus распространен в нижнемеловых отложениях Якутии. Виды C. minor и C. coriaceus в меловых отложениях Якутии, Урала, Казахстана и Русской платформы.

Родство. Сем. Cupressaceae.

Географическое распространение и геологический возраст. СССР, меловые отложения.

При описании вида можно придерживаться следующего порядка:

1. Пишется название вида в виде заголовка. После него при описании нового вида ставится фамилия автора по латыни и «sp. nov.», а для старого вида полная фамилия автора по латыни без инициалов.

2. Ниже следует ссылка на изображение (рисунок или фото) в данной работе, например: табл. II, фиг. 5.

3. Синонимия. В синонимию вида включаются те виды или экземпляры из других видов, описанные в трудах других авторов, которые автор относит к данному виду. Следует включить в синонимию название вида, под которым он был впервые описан. При видовой синонимии применяются все правила, относящиеся к родовой синонимии. Синонимы вида приводятся вместе с родовыми названиями, под которыми они были опубликованы. В ссылках, кроме фамилии автора, указывается год опубликования работы, название журнала, страница, таблица и фигура.

4. Голотип или тип вида указывается в случае описания новых видов. Указываются место хранения голотипа, № коллекции и препарата, местонахождение и возраст, ссылка на изображение в данной работе (рисунок или фото) например: табл. 11, фиг. 6.

5. Диагноз или краткое описание дается по той же схеме, что и для рода. В описании указываются признаки, отличающие этот вид от других видов того же рода.

> Примечание. При описании нового рода с одним видом диагноз обязателен для рода. В этом случае допускается более подробное описание. Оно может быть детальным, но лаконичным. В нем должно содержаться более подробное описание признаков, приведенных в описании рода, а также других признаков, которые автор считает существенными.

6. Изменчивость в пределах вида. Для генеративных органов растений, частью которых являются споры и пыльца, графа «изменчивость» несущественна, так как эти органы мало изменяются под влиянием внешней среды. Поэтому изменчивость часто не описывается.

7. Сравнение производится только с видами того же рода. Оно должно показать, чем этот вид отличается от других видов и к каким из видов он ближе всего.

8. Географическое распространение, геологический возраст и фациальная приуроченность.

9. Сведения об исследованном материале. Указываются точное местонахождение, геологический возраст, место хранения.

Пример:

Anemia remissa Bolkhovitina, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 92 а—с

Голотип — ГИН АН СССР, № 3530/122[3]. Якутия, р. Лена, Сангары — нижний мел (табл. VII, рис. 92-а).

---

[3] № голотипа означает следующее: № 3530 — это номер коллекции всех образцов из Вилюйской впадины, которая зарегистрирована в Геологическом институте АН СССР. Другой номер 122 — это номер постоянного препарата — микроскопического стекла, из которого зарисован и описан голотип. Голотип споры обведен на покровном стекле препарата кружком, нарисованным тушью.

Описание. Спора с трехлучевой щелью разверзания. Щель разверзания простая, несколько менее радиуса споры, часто с трудом различимая. Спора крупная (d = 75—115 μ), треугольная, со слегка выпуклыми сторонами и тупыми углами. Экзина очень грубая, толстая, бурая. Параллельно сторонам проходят широкие (6—8 μ) валики — утолщения экзины.

Изменчивость. Очертание споры несколько изменяется от треугольного до треугольно-округлого, соответственно стороны бывают более или менее выпуклыми. У экземпляров меньшего размера валики соответственно у́же.

Сравнение. От спор других ископаемых видов рода Anemia отличается крупными валиками и относительно бо́льшими размерами. Anemia remissa Bolkh. по характеру ребристости близок к спорам современного вида Anemia aurita Sw., а по размерам спор — к Anemia tomentosa (Saw) Sw. и Anemia imbricata Sturm. Это позволяет отнести ископаемый вид к роду Anemia.

Географическое распространение и геологический возраст. Якутия, р. Лена, Сангары и Кангалассы — нижний мел, эксеняхская свита; Дальний Восток, Суйфунский бассейн — нижний мел. Коллекции из этих местонахождений хранятся в Геологическом институте АН СССР.

Вопросы номенклатуры, таксономии и классификации должны быть обсуждены на совещании палинологов, которое желательно провести возможно скорее.

ЛИТЕРАТУРА

1. Заклинская Е. Д. Вопросы таксономии и номенклатуры ископаемых пыльцы и спор. Изв. АН СССР. Сер. геол., № 11, 1959.
2. Кара-Мурза Э. Н. Споры и пыльца мезозойских отложений севера Енисейско-Ленской области (юра-мел). Тр. н.-и. ин-та геологии Арктики, т. LIV, 1954.
3. Куприянова Л. А. О видовых определениях пыльцы из третичных отложений. Пробл. ботаники, т. IV, 1959.
4. Международный кодекс ботанической номенклатуры. Перевод с английского Проханова Я. И. Под редакцией Шишкина Б. К. и Линчевского И. А. Изд-во АН СССР, М., 1959
5. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. Перевод с английского М. Л. Бельговского. Изд-во иностр. лит., 1956.
6. Справочное пособие по систематике высших растений, ч. II, под ред. Шишкина Б. К., Забинкова Н. Н. и Кирпичникова М. Э. Латинско-русский словарь для ботаников. Изд-во АН СССР, 1957.
7. Тимофеев Б. В. Древнейшая флора Прибалтики и ее стратиграфическое значение. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, вып. 129, 1959.
8. International Code of Botanical Nomenclature 1956. Utrecht, 1956.
9. Krutzsch W. Bemerkungen zur Benennung und Klassifikation fossiler (insbesondere tertiärer) Pollen und Sporen. Geologie, Bd. 3, Heft 3, 1954.
10. Potonie R. Die Behandlung der Sporae dispersae und der fossilen Pflanzen überhaupt nach dem Internationalen Code der Botanischen Nomenclatur. Paläontol. Z., Bd. 30, № 2, 1956.
11. Potonie R. Stellung der paläozoischen Sporengattungen im natürlichen System. Paläontol. Z., Bd. 28, № 3/4, 1954.
12. Potonie R. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. I Teil. Sporites. Beih. Geol. Jahrb., № 23, 1956.
13. Potonie R. Die stratigraphische Inkongruität der Organe des Pflanzenkörpers, Paläeontol. Z., Bd. 30, № 1—2, 1956.
14. Потонье Р. Значение таксономии спор для стратиграфии. Изв. АН СССР. Сер. геол., № 6, 1959.
15. Potonie R., Kremp G. Die Sporae dispersae des Ruhrkarbons ihre Morphologie und Stratigraphie mit Ausblicken auf Arten anderen Gebieten und Zeitabsehnitte. Teil I. Palaeontographica B, Bd. 98, Lief. 1—3, 1955.
16. Potonie R., Thomson P., Thiergart F. Zur Nomenklatur und Klassification der neogenen Sporomorphae (Pollen und Sporen). Geol. Jahrb., 65, 1950.
17. Rouse G. E. The application of now nomenclatural approach to upper cretaceous plant microfossils from Western Canada, Canad. J. Bot., vol. 35, № 5, 1957.
18. Thomson P. W., und Pflug H. Pollen und Sporen des Mitteleuropäischen tertiäre. Palaeontographica B, Bd. 94, Lief. 1—4, 1953.
19. Traverse A. Systematic methods for Mesozoic and Cenozoic plant microfossils, Micropaleontology, vol. 2, № 4, 1956.
20. Traverse A. The nomenclatural problem of plant microfossil species belonging to extant genera. Micropaleontology, vol. 3, № 3, 1957.

Геологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
27 II 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1960 № 1

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

П. И. ДОРОФЕЕВ

О ПАЛЕОКАРПОЛОГИЧЕСКОМ МЕТОДЕ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

В современной палеоботанике широко применяется палеокарпологический метод изучения отложений, который, став самостоятельным, называется также палеокарпологией. Название это происходит от греческих слов: «палеос» — древний, «карпос» — плод и «логос» — наука: таким образом, целое слово «палеокарпология» означает науку об ископаемых плодах, а «палеокарпологический метод» — метод изучения ископаемых флор по плодам, сохранившимся в отложениях от когда-то произраставших растений. Точнее, этим методом изучаются остатки растений, погребенных в рыхлых отложениях и представленных не только плодами, но многими другими хорошо определимыми органами растений: семенами цветковых растений, мегаспорами и микроспорангиями разноспоровых, спорангиями и целыми сорусами папоротников, хвоями, веточками, семенами, отдельными чешуями и целыми шишками хвойных, семенами других голосеменных, мелкими листочками (например, берез, ив, вересковых), чешуями листовых почек, веточками и спорогонами мхов, ооспорами харовых и др.

В молодых (четвертичных, третичных, некоторых верхнемеловых) отложениях плоды и семена цветковых растений преобладают над остатками споровых и даже в некоторых случаях — голосеменных. В древних же отложениях настоящие плоды пока вообще неизвестны, а всевозможные семена в основном принадлежат представителям различных классов голосеменных растений: семенным папоротникам, кордаитам, цикадофитам, гинкговым, хвойным и др. Многочисленны в этих отложениях мегаспоры и микроспорангии различных групп разноспоровых (папоротники, хвощевые, плауновые и др.), значительно более разнообразные в прошлом или совсем отсутствующие в современной флоре. Учитывая, что при изучении четвертичных отложений палеокарпологическими исследованиями уже выявлено много растений, совершенно неизвестных по отпечаткам листьев и по пыльце, следует ожидать, что в отложениях мезозоя и палеозоя, до настоящего времени изучавшихся в основном по отпечаткам листьев, стеблей или иногда по отпечаткам же спороносных побегов, будет также обнаружено много новых родов и даже совсем неизвестных науке групп растений более высокого таксономического ранга. Мезозойские и палеозойские отложения палеокарпологическим методом еще почти не изучались, хотя первые пробы меловых, юрских, пермских, каменноугольных и девонских отложений показали, что в них, как и в молодых отложениях, встречаются довольно разнообразные, но пока систематически совершенно не ясные остатки вегетативных и генеративных органов каких-то растений.

Ископаемые плоды и семена известны в науке уже более 100 лет, однако плохое знакомство с современными плодами и семенами надолго задержало развитие палеокарпологического метода. Успешному развитию палеокарпологии с начала XX века способствовали работы супругов К. и Э. Рид (51—55), которых по справедливости следует считать основоположниками этой науки. Они дали научное описание плодов и семян из четвертичных отложений и из олигоцена Англии и плиоцена Голландии, снабдив описания прекрасными изображениями. После смерти К. Рида, Э. Рид обработала плиоценовые флоры Канталя и Англии. Совместно с М. Чэндлер Э. Рид выпустила две большие монографии, посвященные олигоценовой флоре Бэмбриджа и эоценовой флоре лодонских глин (56, 57).

В начале же XX века В. Н. Сукачев описал семена эвриалы из четвертичных отложений г. Лихвина (59). Несколько позднее над четвертичными семенами начал работать польский ботаник В. Шафер, который за послевоенные годы посвятил себя изучению карпатского плиоцена, выпустив две монографии с большими обобщениями по истории третичной флоры Европы (60, 61).

В 20-х годах этого века начал палеокарпологические исследования П. А. Никитин, сначала в Воронеже, а затем в Томске и Новосибирске. Установив тесный научный контакт с Э. Рид, Никитин разработал методику изучения всего содержимого породы, применяя отмучивание на частых ситах. Почти за 30 лет работы исключительно в области палеокарпологии Никитин применил этот метод к четвертичным, третичным, меловым и девонским отложениям, обработал массу флор, установив много родов, до него неизвестных в ископаемом состоянии, а также описав много новых видов. Работы Никитина (16—21, 49) заполнили пробелы в наших знаниях, особенно о четвертичных и третичных флорах СССР, что дает полное право считать его основателем русской палеокарпологической школы.

Из европейских палеокарпологов, кроме названных, следует упомянуть Ф. Кирхгеймера, опубликовавшего свыше 150 мелких работ по третичной флоре Германии и большую сводку — каталог (34). Исключительно интересны и важны для европейских палеокарпологов работы японского палеоботаника Ш. Мики, особенно по хвойным (39—48). Интересны работы англичанки К. Честерс (28, 29), американца Р. Скотта (58) и польских исследовательниц М. Ланцуцской-Сродоневой (35, 36) и Я. Ранецкой-Бобровской (50) по третичным флорам.

Как известно, каждое растение для своего воспроизведения приносит множество зачатков — плодов, семян, мегаспор, так как только самая незначительная часть их прорастает, а остальные или поедаются различными животными, или, оказавшись в неблагоприятных условиях, погибают. Очень многие зачатки попадают в водоемы, где они заносятся илом или песком и в закисной среде переходят в ископаемое состояние, т. е. сохраняются в породах, отложившихся в водоемах. Таким же образом переходят в ископаемое состояние листья, хвои, шишки, древесины и другие остатки растений.

Отложения водоемов (озерный, речной, лиманный аллювий) — основные хранилища ископаемых флор, так как в отложениях наземные остатки растений сохраняются лишь в каких-то исключительных случаях, например отпечатки листьев в вулканических пеплах. В тех же водных отложениях погребаются листовые, пыльцевые, древесинные и другие ископаемые флоры. Этим объясняется то обстоятельство, что в составе ископаемых флор, особенно в семенных, мы находим множество водных, болотных, прибрежных и вообще растений долин или даже пойм. Но в водоемы попадают и остатки сухопутных растений, иногда значительно удаленных от водоемов, так как семена и плоды имеют исключительно разнообразные приспособления для расселения и переносятся ветром, животными и другими агентами на большие расстояния. Следует отметить, что в силу очень сложных и еще достаточно не познанных явлений, происходящих в природе, для значительной части уже известных флор в исследуемых породах встречаются главным образом отпечатки листьев и отпечатки плодов, только семена и плоды, только окаменелые или лигнитизированные древесины. Значительно более редки случаи, когда в одних и тех же отложениях одновременно представлены хорошие отпечатки листьев, скопления больших кусков древесины и множество ископаемых плодов и семян. В этом отношении исключением являются только пыльцевые флоры, встречающиеся в подавляющем большинстве осадочных и даже многих метаморфизованных пород, хотя наряду с богатыми известны также и бедные пыльцой или совсем «немые» породы. Известны и такие породы, совсем или почти лишенные ископаемой пыльцы, в которых погребены исключительные скопления растительных остатков с массой прекрасно сохранившихся плодов и семян. Примером могут служить раннечетвертичные пески в подморенной толще у г. Новохоперска в Воронежской обл., почти безуспешно изучавшиеся многими пыльцевиками, пески на урезе воды в обнажениях правого берега р. Волги ниже Сталинграда.

Это явление в какой-то мере объясняется различной способностью разных органов одного растения сохраняться в ископаемом состоянии, благодаря чему каждый род или вид растения известен главным образом по каким-то одним, часто находимым органам, встречаясь то в виде отпечатков листьев и вообще вегетативных побегов, то в виде семян и плодов, то в виде древесин. Так, широко распространенный в третичное время и ныне род Ulmus известен только в виде отпечатков листьев и реже в виде отпечатков плодов, а в семенных флорах, получаемых из растительной трухи, он отсутствует. Род Platanus, обильный в верхнемеловых и третичных флорах, почти всегда встречается в виде отпечатков листьев и реже в виде отпечатков соплодий и никогда еще не описывался по отдельным плодам. Напротив, множество растений, особенно травянистых, известно только по плодам и семенам. Очевидно, в природе происходит сортировка отдельных органов: тяжелые древесины погребаются в одном месте, скопления листьев — в другом, семян и плодов — в третьем. В одном горизонте, а иногда и в одном разрезе, практически всегда происходит сбор остатков только какой-нибудь одной группы. В какой-то степени этим обстоятельством обусловлена и специализация в современной палеоботанике.

Скопления растительных остатков в водоемах иногда бывают очень значительными. Из них образуются мощные залежи торфа, бурого или каменного угля. Если молодые залежи торфа хорошо сохраняют вещество самого растения, то в более древних угольных толщах, начиная от третичных, остатки растений иногда распыляются до совершенно аморфной массы, претерпевшей сложные механические и химические превращения и характерно окрашивающей породу. В таких породах трудно найти семена и плоды, сохранившие форму, а иногда и вообще какие-либо определимые остатки растений.

На территории СССР известно много разрезов с толщами бурого угля, совсем лишенных определимых остатков растений, которые изучать палеокарпологическим методом бесполезно, хотя также имеются бурые угли, главным образом опесчаненные и глинистые, в которых содержатся прекрасно сохранившиеся шишки, веточки, плоды и семена. Значительно чаще, а во многих случаях и лучше, остатки растений сохраняются в минеральном субстрате (глины, суглинки, супеси, пески, алевриты и даже некоторые разности алевритов и аргиллитов). В этих породах остатки растений встречаются в виде тонкого наилка из растительной трухи, иногда в виде прослоев и целых пластов, сцепленных веточками и стеблями растений и напоминающих войлок. В некоторых случаях это — хаотические нагромождения растительного «мусора половодья» или «сучкового детрита», как их называл П. А. Никитин, погребенных речными наносами, главным образом песками.

Речной ил, всегда в какой-то степени глинистый, а иногда и настоящие глины, отложившиеся в озерах, старицах, лиманах, содержат большое количество хорошо сохранившихся остатков растений, в том числе семян и плодов. Даже четвертичные торфы и илы очень часто уступают по количеству и качеству сохранившихся в них определимых остатков глинам, суглинкам и пескам. Бо́льшая часть растительной трухи, выделенной из породы, пока еще практически не определяется, так как в основном она состоит из трудно узнаваемых обрывков стеблей, листьев, кусочков древесин и т. п., но в ней всегда сохраняются плоды, семена, хвои, веточки, шишки и другие остатки, допускающие точное определение.

В ископаемом состоянии от семян обычно сохраняется лишь кожура, от плодов — оболочка, от мегаспор — периспорий, а зародыш, ядро мегаспоры и питательные вещества полностью распадаются. Кожура семян, оболочка плодов предназначены сохранять зачаток будущего растения от механического повреждения, холода, сухости или, наоборот, от жары или сырости; поэтому они очень прочны и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Мягкий околоплодник костянок и ягод не сохраняется, хотя уже известны случаи сохранения и в сильно высушенном состоянии мелких ложных плодов груш, содержащих в своей мякоти много каменистых клеток, а также и ложных плодов яблонь. Также прочны кутикулы листьев, одревесневшие части растений, например шишки и веточки хвойных; поэтому не удивительно, что они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Сохраняются также очень тонкие и, казалось бы, самые непрочные и даже ослизненные ткани, в действительности очень прочные и известные не только из четвертичных или третичных отложений, но также из меловых, юрских, каменноугольных и девонских отложений, Известен случай прорастания ископаемых семян лотоса из молодых торфяников, конечно, в искусственной среде, в оранжерее Ботанического сада в Ленинграде, из которых выросли взрослые растения, давшие цветки, но плоды не завязались, и впоследствии эти растения погибли.

Семена, плоды, мегаспоры и другие органы растений очень разнообразны по величине, форме, наличию придатков и всевозможных приспособлений для сохранения или переноса, по типам тканей, слагающих их, и другим признакам, и при хорошем знакомстве с современной их морфологией они легко узнаваемы даже по фрагментарным остаткам. Благодаря этому палеокарпологический метод не только не уступает методу изучения отпечатков листьев, но и имеет перед ним ряд преимуществ, так как признаки семян и плодов очень постоянны, а форма листьев даже на одном экземпляре растения варьирует в очень широких пределах. Если «листовые» флоры, уже довольно хорошо изученные и широко известные геологам и ботаникам, в основном представлены древесными и кустарниковыми породами, в которых почти полностью отсутствуют травянистые растения, то значительно менее изученные семенные флоры, наряду с древесными и кустарниковыми породами, всегда содержат большое количество видов травянистых растений. У многих геологов и ботаников, знакомых с данными палеоботаников, изучавших отпечатки листьев, вследствие этого создалось совершенно неверное представление о том, что травянистые растения появились совсем недавно — в четвертичное время или в плиоцене, хотя первое знакомство с палеогеновыми и верхнемеловыми флорами, изученными палеокарпологическим методом, показывает, что травянистые растения не только в палеогене, но и в мелу были многочисленны и разнообразны, и несомненно, что они были свойственны всем, в том числе и очень далеким от нас геологическим эпохам. Кроме того, горизонты, содержащие ископаемые семена и плоды, встречаются в разрезах значительно чаще, чем горизонты с отпечатками листьев. Списки семенных флор всегда более полны, чем листовых, семенные флоры могут быть получены даже из очень небольших по объему образцов, в том числе и из кернов буровых скважин. Поэтому палеокарпологический метод, имеющий дело с большими списками и с массовым материалом, более подробно и разносторонне характеризует геологическую эпоху, чем метод изучения отпечатков листьев. Работы палеокарпологическим методом еще только начинаются и ему несомненно принадлежит большое будущее.

Результаты палеокарпологических исследований определяются качеством отбираемых образцов и характером их обработки. Имеются породы, совершенно лишенные остатков растений; породы, в которых остатки растений очень плохо сохранились; породы, в которых растительные остатки имеются, но их трудно и даже невозможно из нее извлечь; породы, содержащие мало определимых остатков хорошей сохранности; породы, содержащие много остатков многих видов, но каждый вид представлен незначительным количеством остатков, и породы, содержащие большое количество хорошо сохранившихся остатков, принадлежащих большому числу видов. Все эти разности могут быть представлены в одном разрезе и даже в одном горизонте; поэтому отбор образцов должен производиться очень обдуманно.

Прежние исследователи, приходя к обнажению, разламывали куски породы и выбирали из них крупные остатки растений. Конечно, иногда в породе бывает много крупных остатков — шишки хвойных, крупные плоды, например желуди дуба, плюски бука, крылатки кленов, ясеня, плоды липы, семена кувшинок, бразении, блестящие и сильно выделяющиеся, хотя и мелкие семена альдрованды и другие, но наряду с остатками крупными, видимыми простым глазом, в породе всегда имеется очень много остатков мелких, величиной от 0,3 до 1 *мм,* например мегаспоры полушника, сальвиний, азолл, селагинеллы, мелких семян повойника, зверобоя, рясок и других, которые многими исследователями ранее опускались, и ископаемые флоры от этого были неполными. Супруги К. и Э. Рид, а вслед за ними и П. А. Никитин применяли обработки породы на мелких ситах с диаметром отверстий 0,2—0,25 *мм,* на которых мелкие остатки задерживались, и результаты названных авторов от этого, казалось бы, маловажного нововведения получались гораздо более полноценными. Особенно ценны для нас приемы работы с породами и самими ископаемыми объектами Никитина, которыми он охотно делился с учениками и основное опубликовал в своей воронежской монографии 1957 г. Это — лучшее, что имеется в мировой литературе в этой области. К сожалению, очень многое, что было добыто Никитиным в его почти тридцатилетней практике, осталось не зафиксированным в печати.

При отборе образцов для палеокарпологических исследований нужно очень внимательно присматриваться к горизонтам и прослоям, отыскивая и отбирая среди них только те, в которых растительные остатки видны невооруженным глазом. Иногда это будут плоды и семена, иногда (особенно в глинах) — только веточки, угольки, а самих семян не видно. Очень важно при отборе образцов присматриваться к цвету породы, предпочитая закисные тона — черный, серый, коричневый, с голубоватым, зеленоватым оттенками, но не красный, охристый и т. п., хотя в охристо-желтых и ожелезненных песках в некоторых случаях можно найти большие скопления семян и плодов. Порода должна легко распадаться в воде, так как отделение растительной трухи от минеральных частиц производится размачиванием ее в воде и последующим промыванием на ситах. Нужно уметь в поле отличать породы с определимыми остатками растений, в которых имеются плоды, семена, хвои, шишки, от пород практически немых, представляющих собою аморфную массу органического вещества, в которых определимые остатки уже полностью распались.

При отборе образцов на палеокарпологический анализ руководствуются следующими правилами.

Не всякая порода содержит ископаемые семена и плоды, поэтому образцы следует отбирать только из тех прослоев, в которых растительные остатки видны невооруженным глазом. Обычно в такой породе видны угольки, обломки древесин, обрывки листьев, веточек, мхов и т. п. Не следует выбирать из породы отдельных крупных остатков, почему-либо понравившихся исследователю, так как сплошь и рядом они оказываются мало интересными и стратиграфически мало показательными формами. Нужно брать породу целиком со всей растительной трухой, в которой всегда, наряду с крупными остатками, находятся остатки мелкие, принадлежащие не менее интересным и стратиграфически очень важным растениям.

Брать для анализа нужно рыхлые, распадающиеся в воде породы. Они могут быть представлены глинами, суглинками, супесями и даже песками. Некоторые третичные и даже меловые алевролиты и аргиллиты неплохо распадаются в воде и содержат очень неплохие остатки растений. К бурым углям следует очень внимательно присматриваться, выбирая из них прослои с большим содержанием минеральных частиц, так как очень часто они состоят из очень измененной и совершенно аморфной массы органического вещества. При этом также следует выбирать из них те горизонты, в которых семена и плоды видны невооруженным глазом. Совсем непригодными породами являются: известняки, песчаники, крепкие сланцы, бо́льшая часть аргиллитов, туфы, хотя в них очень часто встречаются великолепные отпечатки листьев, заслуживающие отбора для специального изучения.

Размер образца зависит от интереса геолога к нему, однако чем образец больше, тем лучше и полнее будет представлена погребенная в образце флора, следовательно, более точно будет определено ее положение в истории флор и стратиграфическое положение исследуемого горизонта. Для первого знакомства с горизонтом образец весом 2—3 *кг* можно считать уже достаточным. Нужно иметь в виду, что ископаемые флоры, ставшие позднее классическими, изучались по очень большим образцам породы, до нескольких тонн весом, конечно, промытых на месте.

Перед взятием образцов из обнажения, последнее должно быть тщательно зачищено, по крайней мере исследуемый горизонт, так как растительные остатки из верхних горизонтов могут осыпаться в нижние. Кроме того, семена современных растений, всюду находящихся на поверхности обнажения, могут загрязнить образец.

П. А. Никитин уже отмечал, что семена Chenopodium, Atriplex, многих гвоздичных, плоды некоторых видов Polygonum, Rumex, а также мегаспоры Salvinia, Azolla, Isoetes, некоторых видов Salaginella совершенно не меняют цвета, блеска и других признаков, даже если они происходят из третичных отложений. На любом обнажении масса сорняков, приносящих исключительное количество семян или плодов. Попав в неряшливо собранный образец в свежем виде и особенно через несколько лет после гибели материнского растения целиком или в виде отдельных створок, освободившихся при прорастании, эти семена и плоды легко могут ввести в заблуждение молодого исследователя, особенно при изучении четвертичных отложений. Конечно, с практикой вырабатывается опыт, который позволяет различать современные остатки этих растений от ископаемых, со следами фоссилизации, с кристаллами вивианита, пирита, марказита и других минералов. Класть образцы на траву и на землю не рекомендуется по той же причине.

Образцы упаковываются в различную, но прочную тару: мешки, ящики, коробки, жестяные банки и пр. Уплотнять породу при заполнении тары нельзя, так как семена и плоды хрупки и легко ломаются. К образцу должна быть приложена достаточно полная этикетка. В ней должно быть указано; географическое положение места взятия образца, краткое описание разреза, место исследуемого горизонта в разрезе, краткое описание породы в свежем виде и другие данные по усмотрению геолога.

Чтобы не перевозить громоздкие и тяжелые образцы, их можно предварительно промыть в поле. Для этого нужно иметь два почвенных или мучных сита с диаметром отверстий 0,2—0,25 *мм* и хозяйственное ведро. Полевая обработка образцов состоит из следующих операций: в ведро засыпают зачищенную от мусора породу, примерно на $^1/_3$ его объема, и заливают водой, процеженной через первое сито, во избежание заноса в ведро современных семян, всегда находящихся во множестве в любом водоеме. При размешивании смеси породы с водой растительная труха обычно всплывает на поверхность и ее сливают на другое сито, затем снова доливают свежей воды в ведро, и, размешав, сливают на то же сито и так повторяют до тех пор, пока на поверхности воды что-либо всплывает. В поле лучше выбросить осевшую фракцию и заполнить ведро свежей навеской породы. Эта несложная операция повторяется несколько раз, причем чем больше породы будет промыто, тем больше остатков будет собрано и тем лучше будет изучена исследуемая флора. В некоторых случаях порода не распадается, и в поле ее лучше разламывать по слоям, искусственно содействуя отделению от нее семян.

Иногда семена, к которым пристала порода или кристаллы вивианита, пирита и другие, не всплывают и остаются на дне (третичные, меловые образцы); в этих случаях следует промыть и донную фракцию породы. Сито, на которое была слита растительная труха, нужно промыть в воде, осторожно опуская его в воду и слегка покачивая, но при этом не зачерпывая воды из водоема через край и не теряя растительной трухи из сита. Промытую труху вместе с этикеткой можно упаковать в крепкую бумагу (кальку) или лучше в матерчатые, предварительно смоченные в воде мешки. Снаружи на мешке лучше также написать номер образца или краткую этикетку химическим карандашом. Завязав мешок с мокрой растительной трухой, его можно положить на солнце для просушивания, а затем уже упаковать в экспедиционный ящик. Перед промывкой образцов из другого горизонта ведро и оба сита тщательно споласкивают от остатков предыдущего образца.

В лабораторных условиях делается то же самое, но более тщательно. Целые куски породы или плохо отмытую в поле растительную труху закладывают в эмалированные кастрюлю или ведро, также не более $^1/_3$ их объема, заливают обычной водопроводной водой или при трудно распадающихся породах с добавлением бельевой соды в размере неполной столовой или даже чайной ложки на ведро воды и оставляют в таком виде на 2—3 дня или даже на неделю, пока порода полностью не распадется. Растительные остатки не портятся от воды. Напротив, они лучше отмываются, и работать с ними будет легче и приятнее. Размешивать смесь перед промывкой нужно очень осторожно; лучше взбалтывать струей воды из-под крана. При промывке лучше пользоваться несколькими ситами, разделяя содержимое сосуда на всплывшую, взвешенную и осевшую фракции. После слива рекомендуется хорошо промыть труху, задержавшуюся на сите, пользуясь маленькой леечкой, типа садовой, насаженной на кран при помощи резинового шланга. Дав стечь воде с сит, их ставят в сушильный шкаф. Пересушивать не рекомендуется, так как семена от этого становятся хрупкими и, растрескиваясь, иногда совершенно разрушаются.

Высушенная труха просматривается маленькими порциями под бинокуляром, и при этом из нее выбирают семена, плоды и другие остатки растений. Для этого пользуются небольшой картонной коробочкой прямоугольной формы с невысокими бортами и с постланной на ее дно гладкой бумагой, разлинованной на полосы в 2—2,5 *см*, на которую тонким слоем насыпают высушенную труху, а затем, чтобы не пропустить чего-либо ценного, тщательно просматривают каждую полоску. Отбираемые семена и плоды складывают в мелкую, лучше стеклянную посуду, в которую наливают воду или спирт. Переносят семена при помощи тонкого глазного скальпеля или тонкой деревянной палочки, смоченных в спирте или воде.

К их концам прилипает семя или плод, и, таким образом, оно переносится в специально рядом поставленную посуду, например в бюкс, с водой или спиртом. Крупные плоды удобнее переносить тонким пинцетом. Из посуды семена вместе с водой сливают на очень частое (с диаметром отверстий до 0,1 *мм*) сито, а затем промывают леечкой и высушивают на нем. Выпаривать жидкость с семенами в посуде хуже, так как размокшие семена приклеиваются ко дну вместе с осевшей на нем грязью.

Выбранные семена высыпают на стеклянную пластинку. При помощи тонкого скальпеля или специального копьеца ненужный мусор осторожно отделяют от семян, а чистые семена здесь же сортируют по группам, лучше сразу по видам. Под стеклянную пластинку нужно подложить чистый лист бумаги, так как на белом фоне семена видны лучше. Удобнее приклеить под стекло (прозрачным клеем) такой же лист бумаги, поля которого расчерчены на прямоугольники, а бо̀льшая часть его площади в середине остается чистой, и в эти прямоугольники осторожно передвигать семена скальпелем таким образом, чтобы каждый вид собирался в особом прямоугольнике. Когда все семена будут распределены по видам, эти группы сбрасывают с пластинки на бумажный совочек, вырезанный из гладкой бумаги, например из кальки, а из совочка их ссыпают в стеклянные пробирочки с отверстием 2—3 *мм* в диаметре и 2—3 *см* длины. Для постоянной работы нужно иметь большой набор разнокалиберных пробирок, чтобы в них складывать семена и плоды: крупные — в большие пробирки, мелкие — в маленькие. Отверстия пробирок затыкают аптечной ватой. В каждую пробирку с семенами вкладывается узкая этикетка из бумаги, на которой с одной стороны пишется латинское название растения, с другой — краткая этикетка, чтобы в дальнейшем, когда семена из разных коллекций будут сравниваться между собой, их не перепутать. Все пробирки одной коллекции аккуратно складывают в картонные коробки, лучше донышками к стенкам коробки, так как они легче всего бьются, ударяясь одно об другое. Пробирки легки, и их можно складывать в коробках одна на другую. В коробку кладут подробную этикетку всей коллекции, где указывается место сбора, из какого горизонта получена, кто и когда собрал образец для исследований, кто и когда его обработал; если по этой коллекции сделана публикация, то нужно указать издание.

Коробку заворачивают в чистую бумагу, перевязывают тонким шнуром, а сверху на ней пишут краткую этикетку.

Все сказанное нужно делать сразу при обработке материала, так как полевые документы часто теряются, а необходимые сведения очень быстро забываются. Каждая же коллекция ископаемых семян представляет большую ценность и, как показывает опыт, в точно таком же виде она никогда не повторяется.

Пропитывать ископаемые семена и другие остатки растений какими-либо закрепителями, например парафином и др., по крайней мере четвертичные, третичные и многие меловые, не нужно. Они только пачкают ископаемые объекты, на жирную поверхность их садится пыль и исследовать их трудно. В некоторых случаях ископаемые семена разрушаются очень быстро, но едва ли их спасет от этого парафин.

Обработка породы и выделение из нее семян, а также и предварительная работа с самими семенами очень просты, но требуют осторожности и чистоты, от которых зависит успех во всей дальнейшей работе.

Определение семян, плодов и других остатков, выделенных из породы,— трудная и ответственная работа. Руководств в этой области пока нет. Определители современных растений и флоры, как правило не содержат удовлетворительных, а иногда и вообще каких-либо описаний и изображений семян и плодов. Есть несколько работ по современным семенам и плодам главным образом сорных растений, вполне пригодных и для работы над ископаемыми, например работы Лепькова, Раснына и др.

Для предварительного знакомства с ископаемыми семенами следует просмотреть монографии авторов, работавших в этой области, выбирая из них соответствующие по возрасту и территории. Этих работ еще очень мало и их очень трудно найти в библиотеках, но их нужно собрать все, хотя бы в виде фотокопий. Просматривая изображения и читая описания, в них находят сходные с изучаемыми, а иногда и отождествляют с ними. Окончательное определение делается непосредственным сличением ископаемого объекта с современным, положенным рядом. Большинство остатков из четвертичных отложений по признакам полностью совпадает с современными, и эти остатки определяются современными названиями. В верхнеплиоценовых отложениях современных видов еще очень много. В отложениях среднего и нижнего плиоцена встречается много остатков, принадлежащих видам и даже родам, ныне отсутствующим в Европе и Сибири и сохранившимся где-либо в убежищах Восточной Азии, Северной Америки, Средиземноморья и в других местах. В миоценовых флорах внеевропейских родов намного больше, хотя в них также встречаются современные виды. В олигоцене в Европе и Сибири было очень много чуждых родов, а роды, сохранившиеся на этой территории и в настоящее время, были представлены вымершими видами. Известные на сегодняшний день семенные эоценовые флоры показывают еще более чуждый состав. В них много вымерших родов, а виды современных родов иногда трудно сопоставимы с современными видами. На табл. X и XI изображены семена и плоды различных видов растений из третичных и четвертичных отложений. Верхнемеловые флоры в основном представлены вымершими родами. Не только цветковые, но даже хвойные по их остаткам не укладываются в признаки современных родов, хотя имеются и современные роды. Остатки из более древних отложений мезозоя и палеозоя лишь очень отдаленно напоминают о родстве с современными родами, а иногда только с семействами и более крупными систематическими группами.

Для работы с ископаемыми остатками нужно иметь очень большую коллекцию современных семян и плодов цветковых растений, а также мелких листочков, например, берез, ив, вересковых; семян, шишек, хвой — хвойных; мегаспор, спорангиев и целых сорусов — папоротников и плаунообразных, семян саговников и др. Современные семена, собранные в природе, оранжереях и ботанических садах, упаковываются в пакетики аптечного типа, сделанные из прочной, но не толстой бумаги. На них сверху пишется чернилами латинское название растения, место и время сбора, кем это растение было определено, а растение должно быть определено очень точно, чтобы впоследствии собранными семенами и другими органами можно было уверенно пользоваться как эталонами. Если можно собрать большое количество семян, то нужно это сделать, чтобы иметь запас, который потом будет служить обменным фондом с коллегами. Кроме того,

---

Объяснение к таблице X

Фиг. *1—3*. *Taxodium dubium* (Sternb.) Herr; чешуи шишек (×5); урочище Компасксий бор на р. Тым
Фиг. *4*. Azolla nikitinii Dorof.; мегаспора (×100); Третичные флоры
Фиг. *5*. Azolla pseudopinnata Nikitin; мегаспора (×100); там же
Фиг. *6—7*. Magnolia tomskiana Dorof.; семена (×5); село Козюлино на р. Томи
Фиг. *8*. Caldesia tertiaria Dorof.; косточка (×16); село Киреевское на р. Оби
Фиг. *9—10*. Fagus sp.; плюски (×3); там же
Фиг. *11—12*. Scirpus palibinii Nikitin; орешки (×16); там же
Фиг. *13—14*. Teucrium tatianae Nikitin; орешки (×16); там же
Фиг. *15*. Nyssa disseminata (Ludwig) Kirch.; косточка (×9); там же
Фиг. *16*. Cornus gorbunovii Dorof.; косточка (×9); там же
Фиг. *17*. Proserpinaca pterocarpa Dorof.; плод (×9); там же
Фиг. *18*. Pterocarya crassa Dorof.; косточка (×16); там же
Фиг. *19—20*. Pterocarya kireevskiana Dorof.; косточки (×16); там же
Фиг. *21*. Styrax dravertii Dorof.; семя (×3); урочище Компасский бор на р. Тым

ТАБЛИЦА X

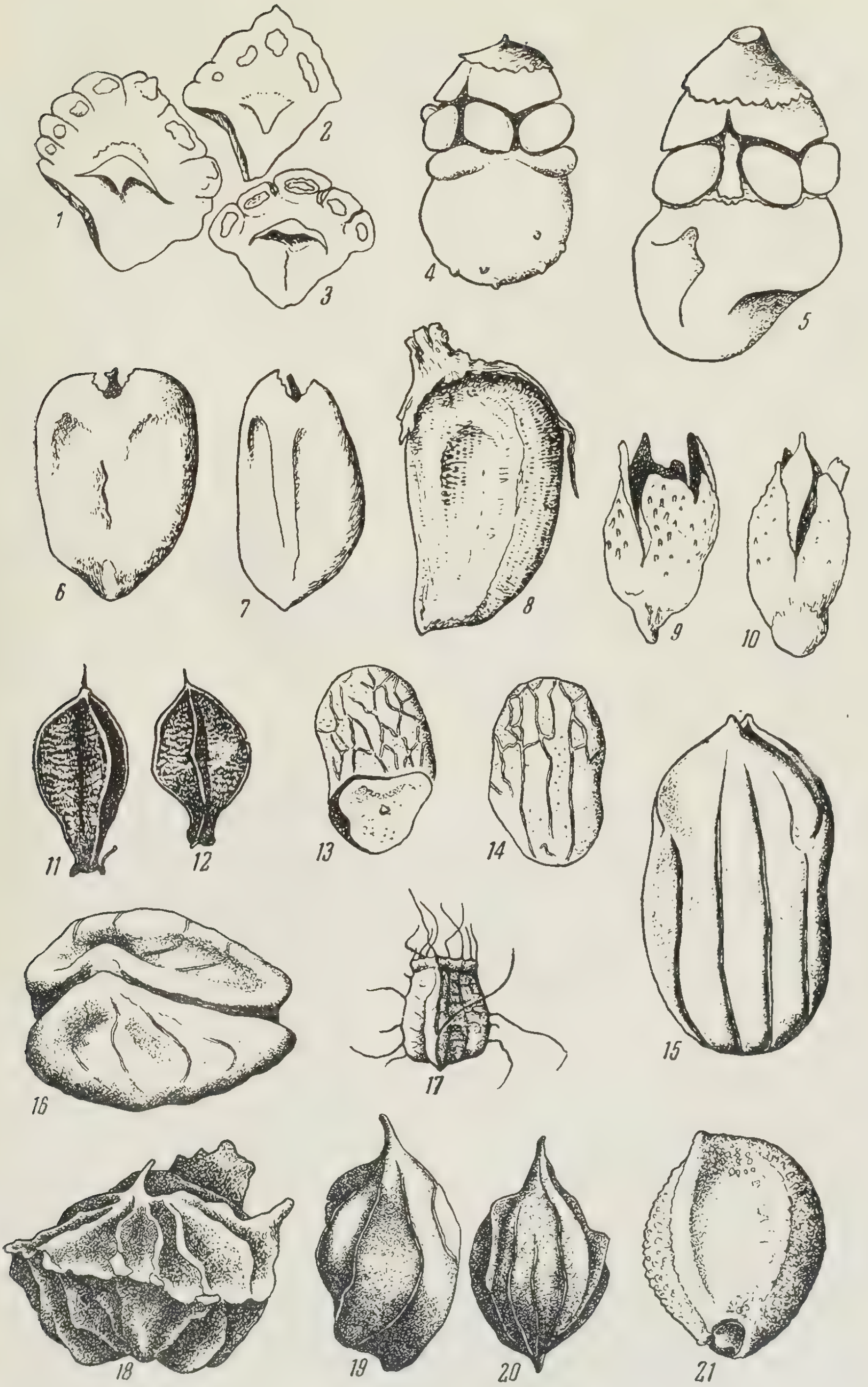
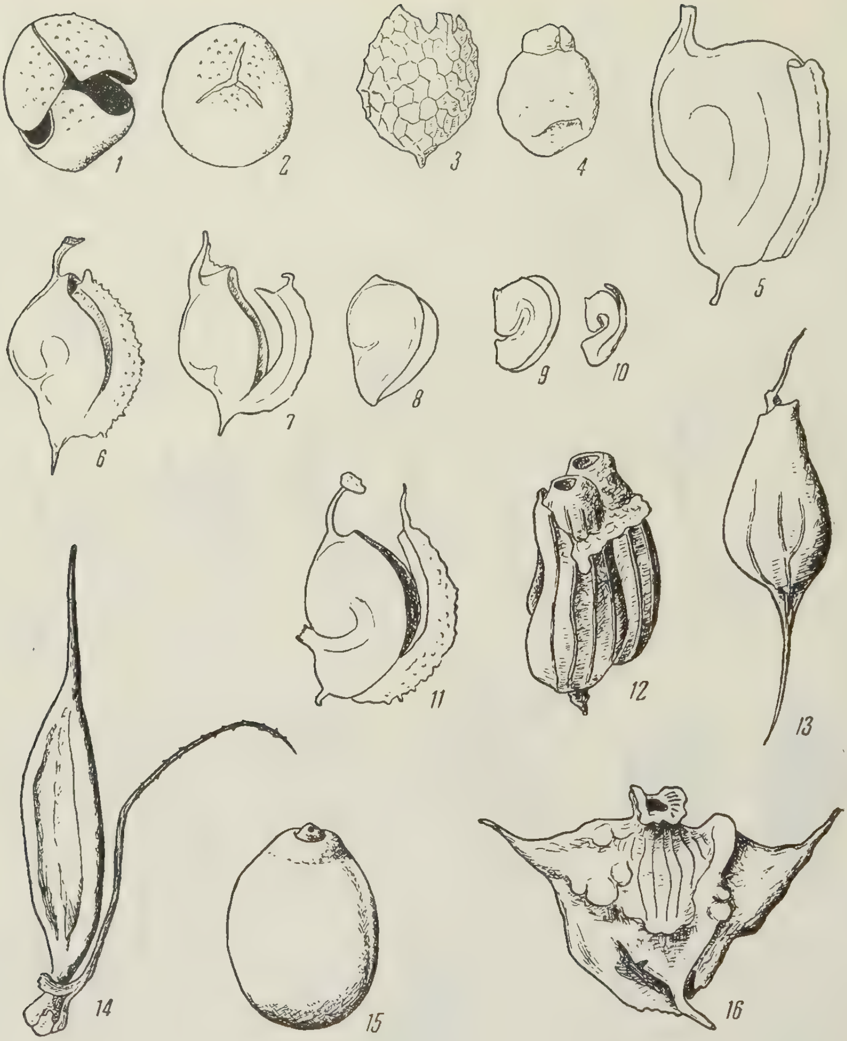


ТАБЛИЦА XI



Объяснение к таблице XI

Четвертичные флоры из рисс-вюрмских отложений

Фиг. *1—2.* Selaginella selagonoides (L.) Lk.; мегаспоры (×30); село Нижняя Боярщина, Смоленская обл.

Фиг. *3—4.* Salvinia natans (L.) All.; мегаспоры (×30); село Самострельники, Гродненская обл.

Фиг. *5.* Potamoglton pectinatus L., косточка (×9); село Горница, Гродненская обл.

Фиг. *6.* P. obtusifolius M. et K.; косточка (×9); село Муравы на р. Березине

Фиг. *7.* P. alpinus Balb.; косточка (×9); село Муравы на р. Березине

Фиг. *8.* P. filiformis Pers.; косточка (×9); село Верховье на р. Зап. Двине

Фиг. *9—10.* P. coloratus Vahl.; косточки (×9); там же

Фиг. *11.* P. acutifolius Lk.; косточка (×9); там же

Фиг. *12.* Sparganium neglectum (Neum.) Celak.; косточка (×9); село Горница, Гродненская обл.

Фиг. *13.* S. simplex Huds.; косточка (×9); там же

Фиг. *14.* Dulichium arundinaceum (L.) Br.; орешек (×16); село Нижняя Боярщина, Смоленская обл.

Фиг. *15.* Brasenia schroeteri Szafer; семя (×9); село Муравы на р. Березине

Фиг. *16.* Trapa europaea Fler.; плод (×2); там же в науке, в том числе и в палеоботанике, широко применяются биостатистические методы исследований, а для них всегда нужно иметь массовый материал.

При постоянной работе пакетиками пользоваться неудобно. Более портативны диапозитивы или картонные карточки, введенные в употребление Э. Рид, размером с предметное стекло, с наклеенными на них невысокими бортиками, также сделанными из картона. В ниши наклеиваются группы типичных для вида семян так, чтобы на одном диапозитиве были представлены все виды одного рода. Для больших родов можно сделать несколько диапозитивов. Под группами пишутся номера, а на картонной крышке, приклеиваемой сбоку,— латинские названия видов. Ископаемое семя или плод кладут рядом с наклеенными современными, с которыми оно сравнивается. Наклеивают современные семена вишневым клеем в смеси с глицерином, чтоб он при высыхании не трескался. Применяют и другие сорта клея.

Таким же образом делают диапозитивы для эталонов типов ископаемых видов, описанных ранее, чтобы с ними затем сравнивать находки из новых местонахождений. Особенно нужны они для ископаемых остатков из меловых и более древних отложений, принадлежащих вымершим растениям.

Методика палеокарпологических исследований еще слабо разработана Нужно экспериментировать и искать новые, более совершенные приемы работы с ископаемыми и современными объектами и непременно делать о них хотя бы краткие сообщения в печати, чтобы копить опыт и совершенствовать в целом этот трудный, но несомненно очень перспективный раздел палеоботаники.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дорофеев П. И. Мэотическая флора из окрестностей г. Одессы. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 11, 1955.
2. Дорофеев П. И. Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 11, 1955.
3. Дорофеев П. И. Об остатках растений из третичных отложений в районе с. Новоникольского на Иртыше в Западной Сибири. Докл. АН СССР, т. 101, № 5, 1955.
4. Дорофеев П. И. Ископаемая флора с р. Б. Юксы в Зап. Сибири. Докл. АН СССР, т. 102, № 6, 1955.
5. Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Нижней Камы. Сб. акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Изд-во АН СССР, 1956.
6. Дорофеев П. И. Плейстоценовые флоры Волги и Ахтубы. Ботан. ж., т. 40, № 6, 1956.
7. Дорофеев П. И. Новые данные о плиоценовой флоре Камы. Докл. АН СССР, т. 117, № 3, 1957.
8. Дорофеев П. И. Материалы к познанию западно-сибирской третичной флоры (ископаемая флора с. Екатерининского близ г. Тары). Сб. памяти А. Н. Криштофовича. Изд-во АН СССР, 1957.
9. Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону. Докл. АН СССР, т. 117, № 1, 1957.
10. Дорофеев П. И. О раннечетвертичной флоре у д. Фатьяновки на р. Оке. Ботан. ж., т. 43, № 7, 1958.
11. Дорофеев П. И. и Межвилк А. А. О плиоценовых отложениях и флоре с р. Курейки. Докл. АН СССР, т. 110, № 3, 1956.
12. Колаковский А. А. Первые дополнения к дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. ботан. сада, вып. XI, 1958.
13. Криштофович А. Н. Американский серый орех (Juglans cinerea L.) из пресноводных отложений Якутской обл. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 124, 1915.
14. Криштофович А. Н. Как собирать ископаемые растения. Изд-во АН СССР, 1953.
15. Криштофович А. Н. и Дорофеев П. И. Ископаемые растения р. Ваенги притока Сев. Двины. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1, вып. 10, 1953.
16. Никитин П. А. Об ископаемых семенах Aldrovanda и Hydrocharis morsus-ranae. Тр. Воронежск. с.-х. ин-та, т. VII, 1927.
17. Никитин П. А. Четвертичные флоры низового Поволжья. Тр. Комис. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, III, 1933.
18. Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша. Тр. биол. научно-иссл. ин-та Томского гос. ун-та, т. V, 1938.

19. Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. Материалы по геологии Зап. Сибири, № 12 (54), 1940.
20. Никитин П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской обл. Изд. Ботан. ин-та АН СССР, 1957.
21. Никитин П. А. и Дорофеев П. И. Четвертичная флора района г. Новохоперска. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 17, 1953.
22. Сукачев В. Н. О находке ископаемой арктической флоры на р. Иртыше у с. Демьянского Тобольск. губ., Изв. АН, сер. 6, т. 4, № 6, 1910.
23. Сукачев В. Н. О видах рода Najas из отложений лихвинского межледниковья. Ботан. ж., т. 43, № 2, 1958.
24. Baas J. Eine fruhdiluviale Flora im Mainzer Becken. Z. Bot., Bd. 25, Heft 6—7, 1932.
25. Chandler M. E. J. Geological history of the genus Stratiotes. Quart. J. Geol. Soc. London, 79, 1923.
26. Chandler M. E. J. The upper eocene flora of Hordle, Hants. Monogr., palaeontogr. Soc. London, I, 1925, II — 1926.
27. Chandler M. E. J. The oligocene flora of the Bovey Tracey lake basin, Devonshire. Bull. Brit. Museum (Natur. History), Geol., vol. 3, № 3, 1957.
28. Chesters K. I. M. Some plant remains from the Upper Cretaceous and Tertiary of West Africa. Ann. and Mag. Natur History, vol. 8, 1955.
29. Chesters K. I. M. The Miocene flora of Rusinga island, Lake Victoria, Kenya. Palaeontographica B, Bd. 101, 1957.
30. Florschütz F. Die beide Azolla-arten des niederländischen Pleistozäns. Med. v. h
31. Jaroń B. Szczątki roślinne z wezesnego okresu żelaznego w Biskupinie (Wielko-
Bot. Mus. et Herb. van de Universiteit te Utrecht, № 49, 1938.
polska). Poznań, 1938.
32. Jentys-Szaferowa J. i Bialobrzeska M. Owoce rodzajow Carpinus i Ostrya. Z badań flor trzeciorzę dowych. Prace Inst. Geol., t. X, 1953.
33. Jentys-Szaferowa J. i Truchanowiczowa J. Nasiona Menyanthes L. w Polsce od pliocenu po okres wspólszesny. Z. badań flor trzeciorzedowych. Prace Inst. Geol., t. X, 1953.
34. Kirchheimer F. Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle (Saale), 1957.
35. Lańcucka-Środoniowa M. Mioceńska flora z Rypina na Pojezierzu Dobrzynskim. Prace Inst. Geol., t. 15, 1957.
36. Lańcucka-Środoniowa M. Salvinia i Azolla w miocene Polski. Acta biol. Cracoviensia, Ser. Bot., vol. 1, 1958.
37. Mädler K. Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abhandl. Senckenberg naturforsch. Ges., Abh. 448, 1939.
38. Mädler K. Azolla aus dem Quartär und Tertiär sowie ihre Bedeutung für die Taxonomie älterer Sporen. Geol. Jahrb., Bd. 70, 1954.
39. Miki S. Plant fossilis from the Stegodon Beds and the Elephas Beds near Akashi. J. Japan Bot., vol. VIII, 1937.
40. Miki S. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period. J. Japan. Bot. vol. XI, 1941.
41. Miki S. Taxodiaceae of Japan, with special reference to its remains. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 1, 1950.
42. Miki S. Trapa of Japan with special reference to its remains. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 3, 1952.
43. Miki S. The occurrence of the remain of Taiwania and Palaeotsuga from Pliocene beds in Japan. Proc. Japan Acad. vol. 30, № 10, 1954.
44. Miki S. Nut remains of Juglandaceae in Japan. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 6, 1955.
45. Miki S. Endocarp remains of Alangiaceae, Cornaceae and Nyssaceae in Japan. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 7, 1956.
46. Miki S. Seed remains of Vitaceae in Japan. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 7, 1956.
47. Miki S. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 8, 1957.
48. Miki S. Gymnosperms in Japan, with special reference to its remains. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., vol. 9, 1958.
49. Nikitin P. A. The systematic position of the fossil genus Diclidocarya E. M. Reid. J. Botany, 1929.
50. Raniecka-Bobrowska J. Trzeciotzedowa flora nasienna z Konina. Bull. Inst. Geol., № 230, 1959.
51. Reid E. M. On two Preglacial floras from Castle Eden and a comparative review of Pliocene floras. Quart. J. Geol. Soc., London, vol. 76, p. 2, 1920.
52. Reid E. M. Recherches sur quelques graines pliocènes du Pont-de-Gail. Bull. Soc. géol. France, 4 sér., t. 20, 1920.
53. Reid E. M. Nouvelles recherches sur les graines pliocènes intérieur du Pont-de-Gail. Bull. Soc. géol. France, 4 sér., t. 23, 1923.
54. Reid C. and E. M. On the pre-glacial flora of Britain. Journ. Linncan Soc. London, 38, 1908.

55. Reid C. and E. M. The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Med. Rijksopsporing Delfstoffen, № 6, 1915.
56. Reid E. M. and Chandler M. E. J. The Bembridge flora. Catal. of Cainozoic plants in the department of Geology, I, 1926.
57. Reid E. M. and Chandler M. E. J. The London clay flora. London, 1933.
58. Scott R. A. Fossil fruits and seeds from the Eocene Clarno formation of Oregon. Palaeontographica B, Bd. 96, 1954.
59. Sukatscheff W. Über das Vorkommen der Samen von Euryale ferox Salisb. in einer interglazialen Ablagerung in Russland. Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 26-a, H. 2, 1908.
60. Szafer W. Flora plioceńska z Kroscienka n/Dunajcem. Kraków. I — 1946, II — 1947.
61. Szafer W. Plioceńska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do pleistocenu. Prace Inst. Geol., t. XI, 1954.
62. Zablocki J. Tertiäre Flora des Salzlagers von Wieliczka. Acta Soc. bot. Polon., vol. 5, № 2, 1928.

Ботанический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
16 XI 1959

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1960 № 1

ХРОНИКА

О РАБОТЕ СОВЕТСКО-КИТАЙСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ АН СССР И АН Китая в 1959 г.

В соответствии с соглашением о научном сотрудничестве от 11 декабря 1957 г. между Академиями наук СССР и Китая была организована пятилетняя (1959—1963) Советско-Китайская палеонтологическая экспедиция.

Во второй половине 1958 г. началась совместная организационная подготовка. С этой целью в Пекин приезжала делегация АН СССР (член-корр. АН СССР Ю. А. Орлов, проф. И. А. Ефремов, канд. биол. наук Е. А. Малеев и канд. биол. наук А. К. Рождественский), которая совместно с китайскими палеонтологами (проф. Ян Чун-чен и д-р Чжоу Мин-чен) разработала план экспедиционных исследований и все организационные основы экспедиции.

Вся работа экспедиции построена и проводится в духе тесного взаимного сотрудничества и уважения. Экспедиция осуществляется на паритетных началах в смысле руководства, участия сторон в финансировании экспедиции, изучении и распределении добытых коллекций.

Экспедицию возглавляли: А. К. Рождественский (начальник экспедиции с советской стороны) и Чжоу Мин-чен (начальник экспедиции с китайской стороны). Кроме них в полевых работах экспедиции участвовали научные сотрудники: с советской стороны — Н. И. Бурчак-Абрамович, Б. А. Трофимов, П. К. Чудинов, И. А. Дуброво и Я. М. Эглон, с китайской стороны — Сун Ай-лин, Ху Чан-кан, Сюй Юй-сянь, Дзе Жин-дэ, Чжан Юй-пин, Чжоу Бен-сюн, Лю Хоу-и, Ху Шу-юн и Лю Юй-хай. Осенью принимали участие в подведении итогов экспедиции и разработке плана на 1960 г. научные консультанты Ю. А. Орлов, Е. А. Малеев и Ян Чун-чен. Общий состав экспедиции, включая вспомогательный персонал (препараторы, шоферы, рабочие и др.), достигал более 80 человек.

В задачу полевых исследований 1959 г. входили поиски и раскопки местонахождений наземных позвоночных на территории Внутренней Монголии (КНР).

Полевые исследования осуществлялись в двух направлениях: разведочные работы с предварительным изучением местонахождений и раскопочные работы на наиболее перспективных местонахождениях, изученных в процессе разведки. Сначала разведочные и раскопочные работы проводились в районе Эрляни и Байлин-Мяо, а затем распространились на запад — в Алашань.

Организованная, как крупное научное мероприятие международного значения, экспедиция в первый же год дала большие результаты, показав тем самым серьезную целесообразность такой совместной работы.

За короткое время — 4-месячный полевой сезон, экспедиция обследовала более 20 местонахождений наземных позвоночных мезозоя и кайнозоя на территории Внутренней Монголии (КНР). Общая протяженность разведочных маршрутов составила около 15 тыс. километров. На 10 наиболее крупных местонахождениях были поставлены раскопки с применением бульдозера, в результате которых добыты десятки скелетов различных позвоночных, начиная с нижнего мела и кончая плиоценом (около 280 ящиков коллекций, в том числе более 200 монолитов). Такого большого материала не получала еще ни одна палеонтологическая экспедиция, тем более за такой короткий срок. Добытые материалы представляют редкостную музейную ценность и имеют весьма важное научное значение для выяснения истории ископаемых наземных позвоночных Центральной Азии и других частей света.

Эрляньская группа местонахождений

1. Местонахождение Ирэн-Нор. Местонахождение представляет небольшую группу бэдлендов к западу и северу от оз. Ирэн-Нор (на границе КНР и МНР). Возраст местонахождения — верхний мел. Главные раскопки были поставлены на северном побережье озера Ирэн-Нор, в 30 *км* к северо-востоку от ст. Эрлянь. Среди добытых коллекций: два неполных скелета (в том числе один с черепом) утконосого динозавра — бактрозавра, три неполных скелета (без черепа) мелких хищных динозавров

из группы карнозавров, много частей скелета в естественном сочленении, принадлежащих утконосым динозаврам, карнозаврам и мелким орнитомимидам, более 10 челюстей утконосых динозавров. В целом эти сборы значительно превышают коллекции американской экспедиции, работавшей на этом местонахождении в течение трех сезонов. Впервые на ирэн-норском местонахождении обнаружены остатки гигантских растительноядных динозавров — зауропод. Собраны также остатки черепах и крокодилов. Таким образом, в целом местонахождение представляет значительный интерес по составу своей фауны.

2. Местонахождение Ирдин-Манга. Расположено в 30 *км* к югу от ст. Эрлянь. Было открыто в 1892 г. русским геологом В. А. Обручевым, сделавшим здесь находку зубов третичного носорога. Местонахождение представляет небольшой, около 10 *км*, обрыв широтного направления. Возраст местонахождения — верхний эоцен. В результате предварительных сборов и раскопок получены следующие материалы: неполный скелет бронтотерия, отдельно два черепа этих же животных, около 60 челюстей мелких млекопитающих и бронтотериев, несколько сотен зубов и множество отдельных костей различных непарнокопытных (бронтотериев, тапирообразных, примитивных халикотериев), антракотериев, креодонтов, грызунов, насекомоядных и других млекопитающих. Собраны также остатки птиц, черепах и рыб. Местонахождение представляет значительный интерес с точки зрения фаунистического разнообразия.

3. Местонахождение Хоулджин. Расположено в 35—40 *км* на юго-запад от ст. Эрлянь и представляет собой небольшой обрыв меридионального направления. Возраст — средний олигоцен. Кости встречаются в верхнем слое — грубозернистых песках и гравийниках. Здесь найдены: верхняя челюсть бронтотерия, зубы и кости конечностей гигантских носорогов-индрикотериев, а также хищников, мелких непарнокопытных и остатки крокодилов, черепах и рыб. Значительных скоплений костей нет, крупные кости, как правило, окатаны, что характерно для грубозернистых фаций. С фаунистической точки зрения местонахождения Эрляньской впадины представляют определенный интерес и, несомненно, дадут новые сведения по истории меловых динозавров и раннетретичных млекопитающих.

Тунгурская группа местонахождений

1. Местонахождение Тунгур. Расположено в 50 *км* к юго-востоку от местонахождения Ирдин-Манга и приблизительно в 80 *км* к юго-востоку от ст. Эрлянь. Возраст — верхний миоцен. Местонахождение было открыто американской экспедицией. Советско-Китайской экспедицией были осуществлены большие раскопки с бульдозером. На местонахождении были добыты следующие материалы: неполный скелет и несколько частей скелета мастодонтов, отдельно два черепа мастодонтов, несколько частей черепа и челюстей также мастодонтов, два черепа и 10 челюстей носорогов, челюсти и рога антилоп и оленей, челюсти хищников и крупных грызунов и другой скелетный материал. Собраны также остатки черепах. Особый интерес представляют коллекции по мастодонтам, относящимся к роду платибелодон, своеобразной лопатозубой форме среди мастодонтов. Из местонахождений Тунгурской группы это является наиболее значительным.

2. Местонахождение Табчи-Тала. Расположено приблизительно в 20 *км* к востоку от Тунгура. Возраст — верхний миоцен. Местонахождение было обследовано параллельно с раскопками Тунгура. Здесь собраны довольно многочисленные остатки носорогов, мастодонтов, хищников, парнокопытных и других млекопитающих, но материал, главным образом фрагментарный и не очень хорошей сохранности.

3. Местонахождение Тайрим-Нор (Улан-Нор). Расположено в 50 *км* к юго-востоку от Тунгура, открыто американской экспедицией. Возраст местонахождения — верхний миоцен — нижний плиоцен. Местонахождение было исследовано параллельно с разведками и раскопками Тунгура. Отсюда добыт череп мастодонта, череп очень интересного хищника (из виверровых?) и собраны остатки оленей. Местонахождение малоперспективно для постановки крупных раскопок, так как кости встречаются редко, преимущественно в конкрециях, приуроченных к нижней части разреза.

В целом тунгурская группа местонахождений представляет значительный научный интерес, особенно интересен материал по лопатозубым мастодонтам. Полученные материалы, несомненно, позволят дополнить данные американской экспедиции. а некоторые, вероятно, окажутся новыми.

Район Хун-Дэ

В районе Хуа-Дэ (150 *км* к северу от Чжанцзякоу) расположена группа местонахождений гиппарионовой фауны. Возраст — верхний миоцен или, может быть, нижний плиоцен. Местонахождения впервые исследованы Советско-Китайской экспедицией. Наиболее значительными являются два местонахождения:

1. Местонахождение Тученцзы. Расположено в 25 *км* к юго-востоку от Хуа-Дэ. В результате предварительных сборов и раскопок отсюда получены следующие материалы: три черепа крупных хилотериев, один череп гиппариона и более 50 челюстей носорогов, гиппарионов, жираффов, оленей, мелких жвачных, хищников и грызунов.

Поставленные раскопки далеко не исчерпали местонахождения, и имеется полная перспективность постановки здесь раскопок в будущем.

2. Местонахождение Хашиату. Расположено в 70 *км* к северо-востоку от Хуа-Дэ. Здесь раскопки не ставились, и были собраны только материалы с поверхности, вскрывшиеся при рытье колодца. Наиболее интересны отсюда остатки анхитериев и халикотериев. Этот комплекс фауны несколько отличен от тученцзынского и, возможно, является более древним — во всяком случае не моложе верхнего миоцена. Фауна Тученцзы более тяготеет к гиппарионовой фауне провинции Шаньси.

Изучение гиппарионовой фауны района Хуа-Дэ, как нового местонахождения, будет представлять значительный интерес не только для систематической палеонтологии, но и для палеофаунистики.

Район Ула-Усу

В этом районе сконцентрированы крупные верхнеэоценовые и олигоценовые местонахождения, представляющие систему нескольких столовых плато, расположенных недалеко от границы КНР с МНР. Район этот весьма обстоятельно в свое время изучался американской экспедицией, но большие научные результаты были получены только на двух местонахождениях: Ула-Усу и Уртын-Обо. Советско-Китайская экспедиция после предварительных разведок этого района в июле месяце успешно осуществила здесь в течение августа — сентября крупные раскопочные работы с применением бульдозера, добившись блестящих результатов, намного превосходящих результаты американской экспедиции как в смысле количества добытого материала, так и в смысле разнообразия фауны. Советско-Китайская экспедиция обследовала в районе Ула-Усу шесть местонахождений, из которых такие, как Улан-Ширэ и Номогон-Ула, упоминавшиеся американской экспедицией как незначительные, дали хорошие, весьма интересные результаты. Район Ула-Усу был центром раскопочных работ нашей экспедиции этого года.

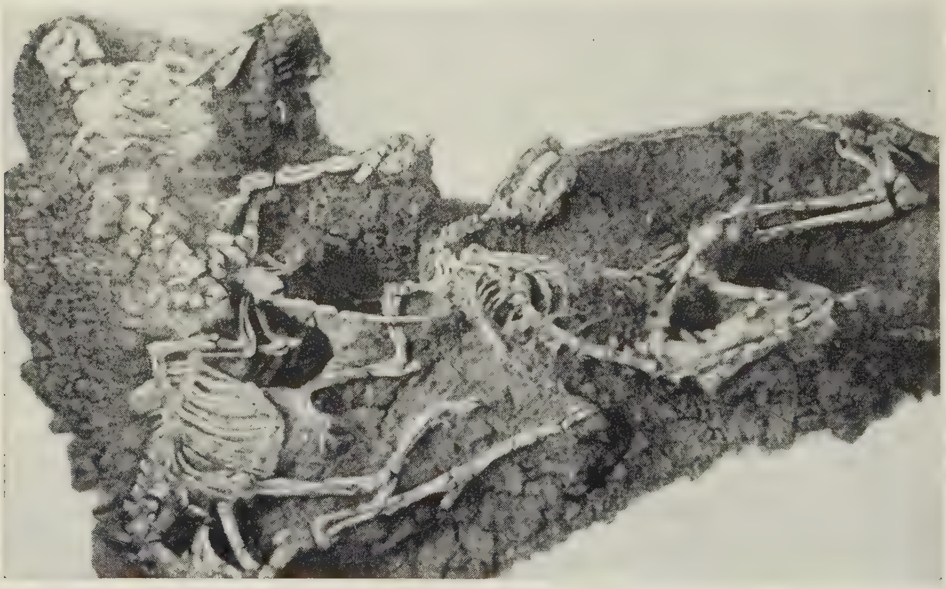


Рис. 1. Скелеты археомериксов из Ула-Усу. Верхний эоцен

1. Местонахождение Ула-Усу. Возраст — верхний эоцен. Местонахождение расположено в 10 *км* к востоку от озера Дэнгэр-Нор и представляет собой небольшой обрыв широтного простирания, сложенный в верхней части светло-серыми глинистыми песками, а в нижней — коричневато-серыми глинами. Кости млекопитающих встречаются в обоих слоях, но в верхнем было найдено несколько челюстей бронтотериев, в нижнем — огромная концентрация. Главное скопление костей находится близ колодца Ула-Усу. Подавляющее количество скелетного материала принадлежит бронтотериям и мелким древнейшим жвачным — археомериксам. Остатки млекопитающих встречаются в виде совершенно цельных скелетов, местами на небольших участках — по нескольку штук (археомериксы) (рис. 1). Это местонахождение, безусловно, принадлежит к числу крупнейших местонахождений эоценовых млекопитающих во всем мире.

В результате поставленных раскопок были добыты следующие коллекции: три скелета, более 10 черепов, 17 челюстей, отдельные части скелета и множество различных костей бронтотериев, полный скелет длинноногого носорога, являющегося, возможно, предковой формой для гигантских носорогов — индрикотериев, более 30 скелетов древнейших жвачных — археомериксов, несколько отдельных черепов, около 50 челюстей и большое количество костей скелета, принадлежавших им же. Кроме того, добыто пять черепов и несколько челюстей аминодонтов и других носорогов, челюсти, зубы и другие кости тапирообразных (по-видимому, два представителя), халикотериев, хищников, крупных грызунов (не меньше двух видов), кости птиц, панцири черепах. Материал отсюда составляет около 50% всех коллекций, одних только монолитов — более 100.

В научном отношении значение полученных результатов, конечно, велико. Особенно важна уникальная коллекция по археомериксам, известным ранее только по неполному скелету. Весьма интересен скелет длинноногого носорога, относящегося, вероятно, к новому роду. Серийные материалы по бронтотериям также представляют немалый интерес. В целом фауна Ула-Усу представляет большой комплекс, и изучение его будет иметь серьезное значение для выяснения истории древнейших млекопитающих не только Центральной Азии, но и за ее пределами.

2. Местонахождение Барун-Сог. Расположено приблизительно в 20 *км* от одноименного монастыря к северу и в 15 *км* к востоку от местонахождения Ула-Усу. Возраст — верхний эоцен. Геологическое строение такое же, как и в Ула-Усу, но нижняя часть костеносной толщи, столь богатая остатками млекопитающих в Ула-Усу, здесь не вскрыта, поэтому костей относительно мало. Местонахождение по площади представляет сравнительно небольшой участок — в виде обрыва плато, протяженностью около 0,5 *км*. Здесь были найдены (без раскопок) две челюсти и несколько зубов тапирообразных (лофиодонтов), бронтотериев, части панциря черепах и другие разрозненные кости. Местонахождение представляет некоторый интерес, как дополняющее верхний костеносный горизонт Ула-Усу, но для постановки раскопок мало перспективно.

3. Местонахождение Дэнгэр-Нор. Западный обрыв озера, в 20 *км* к западу от местонахождения Ула-Усу. Возраст — верхний эоцен. Геология и фауна аналогичны Ула-Усу, но так же, как и Барун-Сог, местонахождение локализовано в одном сравнительно небольшом обнажении и содержит довольно рассеянные остатки ископаемых: бронтотериев и черепах.

4. Местонахождение Уртын-Обо — восточный борт долины р. Шара-Мурун, разделяющей плато Уртын-Обо и плато, на котором расположены местонахождения Барун-Сог и Ула-Усу. В стратиграфическом отношении это местонахождение представляет непосредственное продолжение вверх разреза Ула-Усу. Возраст местонахождения может быть датирован в интервале верхний эоцен — средний олигоцен. В нижней части разреза Уртын-Обо встречаются эмболотерии, возраст которых может быть определен в пределах верхнего эоцена — нижнего олигоцена, тогда как в верхней части толщи Уртын-Обо встречаются остатки индрикотериев — типичных представителей среднеолигоценовой фауны. В результате раскопок были добыты следующие материалы: два черепа и 10 верхних и нижних челюстей бронтотериев, череп и пять нижних челюстей кадуркотерия, довольно многочисленные остатки мелких оленеобразных (челюсти, кости посткраниального скелета). В верхней части костеносной толщи собраны остатки индрикотерия, найдена нижняя челюсть гигантского свинообразного энтелодона. Местонахождение представляет безусловный интерес как непосредственное продолжение истории фауны Ула-Усу и заслуживает внимания в будущем.

5. Местонахождение Номогон-Ула (упоминается американской экспедицией как Ном-Хун-Ширэ). Расположено в 40—45 *км* к югу от Мод-ин-Сумэ и в 50 *км* к северу от местонахождения Уртын-Обо. В геологическом и фаунистическом отношениях Номогон-Ула имеет большое сходство с Уртын-Обо, и, по-видимому, возраст этого местонахождения может быть определен также в пределах верхнего эоцена — среднего олигоцена. Фауна Номогон-Улы дополняет фауну Уртын-Обо и представляет существенный интерес. Здесь не ставились раскопочные работы. Все же в результате сборов с поверхности (и очень незначительной части материала из коренного залегания) отсюда собраны следующие материалы: нижняя челюсть бронтотерия, череп и челюсть аминодонта, челюсть мелкого оленька типа миомерикс, несколько челюстей лофиодонтов, а также зубы и кости конечностей различных млекопитающих, преимущественно непарнокопытных. Эти сборы относятся к нижней части разреза, из верхней — добыт череп индрикотерия.

6. Местонахождение Улан-Ширэ. Расположено непосредственно к северу от Тухум-Сумэ и приблизительно в 30 *км* к северо-востоку от Ула-Усу. В геологическом и фаунистическом отношении местонахождение сходно с Номогон-Ула, но верхние горизонты Номогон-Улы здесь отсутствуют. Таким образом, возраст Улан-Ширэ может быть датирован как верхний эоцен — нижний олигоцен. На Улан-Ширэ параллельно с Ула-Усу были осуществлены раскопочные работы (ручные). В результате получен следующий материал: два черепа, более 40 челюстей и множество костей скелета тапирообразных, челюсти, зубы и другие кости бронтотериев, носорогов, креодонтов, антракотериев и других млекопитающих, а также значительное количество остатков черепах, среди которых почти полный карапакс самого крупного трионикса из известных ранее в Азии.

Подводя итоги обзора местонахождений района Ула-Усу, можно смело сказать, что изучение всего комплекса фауны, несомненно, позволит выяснить много важных вопросов в истории эоценовых и олигоценовых млекопитающих.

Местонахождения Ордоса

Была обследована северо-восточная часть Ордоса, к востоку от г. Дуншена. Здесь широко распространены континентальные неогеновые и четвертичные отложения, залегающие непосредственно на триасовых континентальных отложениях (с редкими рассеянными остатками рептилий — отдельные позвонки, кости конечностей) или более древних толщах перми и карбона, в которых не встречаются остатки позвоночных совсем. Из местонахождений этого района следует упомянуть Хэй-Дай-Гоу. Возраст — неоген — четвертичный. В неогеновой толще встречаются лишь отдельные, обычно окатанные обломки костей млекопитающих и скорлупа яиц страуса. Наибольший интерес представляют четвертичные лёссы. В 8 *км* к западу от пос. Хэй-Дай-Гоу из этих отложений был добыт череп с нижней челюстью и другие кости скелета четвертичного носорога, в 5 *км* к югу от указанного поселка — нижняя челюсть быка.

Остатки неогеновых млекопитающих (гиппарионы, носороги, антилопы, олени, жирафы, хищники) были собраны также неподалеку от Хэй-Дай-Гоу — на местонахождениях И-Гоу и Оболян.

Описываемый район Ордоса в геоморфологическом отношении представляет гигантский лабиринт сильно рассеченных бэдлендов, занимающих площадь в тысячи квадратных километров, и исследование его крайне трудоемко. Проведенное изучение показало, что большинство местонахождений представляет небольшие костеносные линзы с остатками неогеновых и четвертичных млекопитающих.

Кроме перечисленных местонахождений северо-восточной части Ордоса, во время западного маршрута экспедиции в западной части Ордоса, на правом берегу р. Хуанхэ, в районе Саншэнгуна, было обследовано еще одно местонахождение олигоценового возраста. Около 30 лет назад это местонахождение исследовалось Тейляр-де-Шарденом, производившим здесь раскопки. Наша экспедиция произвела здесь краткое обследование. Кости, значительная часть которых окатана, приурочены к небольшим линзам грубозернистых песков среди мощной толщи красных и коричневых глин. Здесь были собраны зубы индрикотерия и других носорогов, челюсть хищника, остатки грызунов, мелких парнокопытных и птиц, а из четвертичных лессов — довольно многочисленная скорлупа яиц страусов. Местонахождение в целом представляет интерес для выяснения истории фауны ископаемых млекопитающих Ордоса.

Местонахождения Алашани

Экспедиция обследовала восточную часть Алашани, открыв здесь два крупных местонахождения: Сухайту (млекопитающие) и Маорту (динозавры), на которых были поставлены пробные раскопочные работы, показавшие большую перспективность обоих местонахождений.

1. Местонахождение Маорту. Расположено в 60 *км* к северу от поселка Джилантай (находящегося у северной оконечности одноименного соленого озера). Возраст — мел. Местонахождение представлено двумя группами небольших бэдлендов, в 6—7 *км* к востоку от Маорту-Обо. В ближайшей к нему группе бэдлендов обнаружено большое скопление костей гигантских зауропод и несколько выше по разрезу — остатки орнитопод и карнозавров. Наиболее богат восточный бэдленд, где в основании разреза обнаружено скопление нескольких скелетов орнитопод, представляющих, возможно, новую группу: по строению зубного аппарата они наиболее сходны с гадрозаврами, а по строению скелета в целом — с игуанодонтами. Поэтому изучение этого местонахождения и его фауны будет иметь особенно важное значение, поскольку материалы по игуанодонтным динозаврам из всей Азии представлены весьма скромными остатками.

2. Местонахождение Сухайту. Расположено в 120 *км* к северу от одноименного поселка. Возраст — верхний эоцен — нижний олигоцен. Местонахождение представляет довольно значительную линзу, вскрывшуюся в сухом русле и переполненную черепами, челюстями и другими костями различных млекопитающих. Ограниченная временем экспедиция добыла отсюда два черепа очень плоскоголовых бронтотериев, челюсть креодонта, несколько челюстей носорогов и другие кости различных млекопитающих. В фаунистическом отношении местонахождение представляет большой интерес, так как оно позволит установить связь с аналогичной фауной восточных и более северных районов (районы Эрляни, Ула-Усу, Эргиль-Обо в МНР и др.).

Даже первые исследования в Алашани показывают большую перспективность и важное значение этого района для палеонтологии позвоночных.

Советско-Китайская палеонтологическая экспедиция 1959 г. в своих исследованиях шла от известного к неизвестному, начав работы в районах, ранее изучавшихся Центрально-Азиатской экспедицией Американского Естественно-исторического музея (1921—1930 гг.), т. е. в центральной части Внутренней Монголии, и постепенно расширяя свои поиски на запад — в новые районы.

По своим научным результатам Советско-Китайская экспедиция, работавшая в поле всего четыре месяца, не только не уступает десятилетней американской экспедиции, но в ряде случаев и значительно превышает ее достижения. Успеху Советско-Китайской экспедиции способствовало, с одной стороны, наличие опыта предшествующих экспедиций в Центральную Азию (Американская в 1921—1930 гг. и Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР в 1946—1949 гг.), а с другой — применение бульдозерной техники на раскопках, позволяющей осуществлять их в широких масштабах.

Начало полевого сезона 1960 г. обеспечено как раскопочными, так и разведочными работами. Раскопочные работы начнутся в Алашани на местонахождениях Маорту и Сухайту, полная перспективность которых показана пробными раскопками в конце 1959 года. Одновременно будут проводиться разведочные работы к востоку и западу от Ланьчжоу. О находках в этих районах остатков мезозойских и кайнозойских позвоночных имеется большое количество данных.

Во втором квартале 1960 г. должна начаться научная обработка материалов (их препаровка идет в Пекине), к которой намечено привлечь не только сотрудников экспедиции, но и соответствующих специалистов из Палеонтологического института АН СССР и Института палеонтологии позвоночных АНК.

Экспедицию 1959 г. следует рассматривать как начало больших систематических исследований ископаемых наземных позвоночных Центральной Азии.

А. К. Рождественский, Чжоу Мин-чен

В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы заслушала в 1959 г. восемь сообщений. А. С. Дагис «Новые данные о верхнетриасовых спириферидах северо-западного Кавказа», М. И. Бланк «Стратиграфия, фации и руководящие комплексы фораминифер юрских отложений восточной части Днепровско-Донецкой впадины и северо-западной части Донецкого кряжа», В. В. Друщица «О новом учебнике „Палеонтология беспозвоночных“», А. Г. Вологдина «Новые данные по археоциатам Сибири», Р. Ф. Геккера «Новости в области изучения следов беспозвоночных животных (палеоихнология)», Г. Г. Астровой «Стратиграфическое распространение мшанок в ордовике и силуре СССР и сопоставление их с североамериканскими», В. В. Меннера «Плиоцен Камчатки», А. И. Осиповой «Современные аналоги палеогена и типов местообитаний Ферганского залива палеогенового моря».

В начале 1960 г. исполняется 20 лет существования палеонтологической секции, первое организационное заседание которой состоялось 3 января 1940 г. Почетным председателем секции был избран академик А. А. Борисяк, выступивший на первом заседании с вступительным словом, в котором он сформулировал как задачи, стоящие перед палеонтологами вообще, так и задачи, которые призвана решать секция. По первому вопросу Борисяк сказал: «Следуя Ковалевскому, мы можем формулировать задачу палеонтолога следующим образом: используя палеобиологический, онтогенетический, палеоэкологический, литологический, стратиграфический и др. методы, реконструировать по ископаемым остаткам организм вместе с окружающей средой и устанавливать его генетические отношения с другими известными формами, имея конечной задачей построить по фактическим историческим документам фактическую картину эволюционных процессов. Эту свою специфическую линию палеонтология проводит в совместной с сравнительной анатомией и эмбриологией работе по восстановлению истории органического мира. В эту общую работу она вносит проверку фактом наших филогенетических построений, являющихся базой для установления их исторических законов эволюции, которые представляют конкретные выражения общих диалектических законов» (А. А. Борисяк, 1945, стр. 138). Говоря о задачах, стоящих перед секцией палеонтологии, Борисяк особенно подчеркнул, что: «Палеонтологическая секция должна объединить нас, работающих в разных коллективах, дать возможность общения, т. е. обмена достижениями, обмена опытом и критикой, той здоровой критикой, взаимокритикой, которая помогает, которая бодрит и дает уверенность в своих силах...» (А. А. Борисяк, 1945, стр. 139). Непосредственное руководство секцией в течение ряда лет взял на себя профессор А. А. Чернов, а затем профессора В. В. Меннер и Р. Ф. Геккер.

За 20 лет своего существования секция провела почти 140 заседаний, было заслушано около 200 докладов, по значительной части которых опубликованы рефераты в Бюллетенях МОИП. Часть заседаний проводилась совместно с секциями геологии, зоологии, истории естествознания МОИП, с Московским отделением Всесоюзного энтомологического общества, с кружком микропалеонтологии, Палеонтологическим институтом и т. д. Преобладающее количество докладов было посвящено вопросам палеозоологии беспозвоночных и, в частности, вопросам принципов систематики (доклады по фораминиферам, кораллам, головоногим моллюскам, морским ежам). Некоторое количество сообщений было сделано по вопросам вымирания, неполноты геологической летописи, филогении крупных групп. Кроме докладов по беспозвочным, был сделан ряд интересных сообщений по палеозоологии позвоночных, палеоботанике, палеоэкологии.

В феврале 1955 г. секция палеонтологии совместно с кафедрами палеонтологии МГУ и Московского геологоразведочного института провела совещание по вопросам преподавания палеонтологии в высшей школе, на котором присутствовали представители 25 высших учебных заведений из 18 городов.

Несколько заседаний было посвящено ознакомлению с палеонтологическими работами в других странах. Секция заслушала сообщения зарубежных коллег о развитии палеонтологических исследований в Польше и Китае, а также сообщения о поездках наших палеонтологов во Францию, Китай, Венгрию.

В связи с исполняющимся двадцатилетием секции хотелось бы видеть в ее рядах большее число молодых палеонтологов и пожелать более интенсивной работы по основным теоретическим вопросам палеонтологии.

В. Н. Шиманский

НОВЫЕ НАХОДКИ ДИНОЗАВРОВ В БУРЯТИИ

Первая находка остатков динозавров в Забайкалье была сделана в 1912 г. в Тарбагатайских копях, в кровле второго тигнийского каменноугольного пласта. По определению А. Н. Рябинина, сделанному в 1915 г., найденный обломок кости представлял дистальный конец IV метатарзальной кости динозавра, близкого к североамериканскому роду Allosaurus Marsh.

Вторично несколько костей динозавра было обнаружено геологом П. М. Клевенским в 1931 г. на западном берегу Гусиного озера в Бурятии. Из всех найденных костей была сохранена и доставлена для определения в Ленинград только одна обломанная кость, по которой Рябинин определил, что она представляет дистальный конец II или III фаланги конечности динозавра, вероятно из группы теропод, немного меньшего по размерам, чем Allosaurus. В 1937 г. в своей статье по поводу находки Кливенского Рябинин предсказал возможность открытия в Забайкалье весьма интересных остатков динозавров как хищных Theropoda, так и травоядных Praedentata, весьма часто находимых совместно.

Предположения Рябинина оправдались. Летом 1959 года, на северо-западном берегу Гусиного озера, между реками Муртой и Нарин-гол, кости динозавров были обнаружены в нескольких пунктах. Все пункты расположены по простиранию пород, залегающих на базальных конгломератах гусиноозерской серии, что говорит о наличии в этом районе костеносного горизонта.

Было собрано более сотни обломков костей. Большинство из них взяты в осыпях и эллювии, но в четырех пунктах остатки были извлечены из косослоистых полимиктовых песчаников в коренном залегании. Эти кости имеют весьма хорошую сохранность и поэтому представляют наибольший интерес для дальнейших исследований и предварительных выводов.

Среди многочисленных костей хорошей сохранности обнаружено ребро с сохранившейся головкой. Размер ребра (один метр) и его форма довольно близки к I грудному ребру зауропод таких как диплодок. Представляет большой интерес довольно массивный позвонок с хорошо сохранившимся процельным телом, боковыми и остистыми отростками, с зигапофизами. Несомненно, что позвонок принадлежит крупным динозаврам из группы зауропод. Найдена когтевая фаланга первого пальца передних конечностей динозавра. Длина фаланги (20 *см*) и ее форма указывают на принадлежность к крупным хищным динозаврам. Обнаружен также дистальный конец малой берцовой кости динозавра из группы орнитопод.

Кроме костей динозавров, в корневом залегании найдены обломки панцирей пресноводных черепах и др. животных.

По мнению Е. А. Малеева и А. К. Рождественского (устное сообщение) комплекс остатков Гусиноозерского местонахождения можно предварительно параллелизовать с нижнемеловыми фаунистическими комплексами Монголии и Сев. Америки.

Неокатанность костей, их хорошая сохранность и залегание в коренных породах по соседству друг с другом говорят о первичном захоронении и возможности находок черепов и частей посткраинального скелета. Геологический отряд Бурятского комплексного института СО АН СССР наметил провести в 1960 году небольшие раскопочные работы в пунктах, где наблюдается наибольшее скопление костей.

Значение нового Гусиноозерского местонахождения определяется, во-первых, тем, что его изучение позволит уточнить возраст основания отложений гусиноозерской серии. Некоторыми исследователями возраст нижних горизонтов гусиноозерской серии принимается за юрский или даже за триасовый, и если возраст динозавровой фауны окажется нижнемеловым, то это существенно изменит представления о стратиграфии мезозойских отложений Забайкалья. Во-вторых, местонахождение приурочено к толще, подстилающей угленосные отложения. Данные об условиях существования динозавров и условиях их захоронения позволят осветить условия накопления осадков, в период непосредственно предшествующий углеобразованию. Гусиноозерское местонахождение находится в центре Азиатского материка и приурочено к континентальным толщам. Поэтому представляется весьма интересным определение состава гусиноозерской динозавровой фауны и сравнение его с фаунистическими комплексами местонахождений в морских и прибрежноморских толщах Монголии, Африки, Сев. Америки.

Г. А. Дмитриев

РАЗНОЕ

ЗАЩИТА ДИССЕРТАЦИЙ

31 октября 1959 г. состоялась публичная защита кандидатской диссертации аспиранта кафедры палеонтологии Геологического факультета МГУ тов. Ян Ши-пу на тему «Брахиоподы нижнего и среднего карбона северного склона хр. Борохоро (Синь-Цзянь, Китай) и их значение для стратиграфии».

Тов. Ян Ши-пу ассистент кафедры палеонтологии Геологического факультета Пекинского геологоразведочного института проходил аспирантуру при кафедре палеонтологии МГУ.

В работе приводится и обосновывается дробная стратиграфическая схема расчленения нижне- и среднекаменноугольных отложений северного склона хребта Борохоро; впервые для территории Китая выделяются намюрский и башкирский ярусы. Разработанная схема может служить основным стратиграфическим эталоном каменноугольных отложений (от нижнего турона до московского яруса) Восточного Тянь-Шаня и быть использована для решения ряда вопросов межрегиональной стратиграфической корреляции. В палеонтологической части приведено описание 67 видов и три подвида брахиопод, из них один род, 15 видов и 3 подвида новые. Описание каменноугольных брахиопод западной части Китая осуществлено впервые.

Ученый совет единогласно присвоил тов. Ян Ши-пу ученую степень кандидата геолого-минералогических наук.

В. В. Друщиц

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ А. Н. ДРУЖИНИНА

(1902—1959)

Одиннадцатого октября 1959 г. скончался доцент кафедры зоологии и сравнительной анатомии позвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова Александр Николаевич Дружинин.

А. Н. Дружинин был разносторонне образованный знаток сравнительной анатомии позвоночных. В области эволюционной морфологии он был одним из лучших представителей московской школы зоологов академика А. Н. Северцова. Непосредственный ученик академиков М. А. Мензбира, А. Н. Северцова и Б. С. Матвеева, А. Н. Дружинин как крупный специалист сравнительной анатомии позвоночных пользовался огромным авторитетом среди зоологов, анатомов и палеонтологов, так как был человеком не только огромной эрудиции, но и редкого обаяния.

Александр Николаевич почти тридцать лет руководил большим практикумом по зоологии позвоночных, читал курс сравнительной анатомии, в том числе для палеонтологов МГУ. Подготовкой научных кадров ему обязана не только зоология, но и палеозоология позвоночных.

А. Н. Дружинин был очень разносторонним человеком большой культуры: и оригинальным художником, и знатоком музыки, особенно вокального искусства, а кроме того, он превосходно владел стихом. У близко знавших А. Н. Дружинина навсегда останутся в памяти не только его разносторонняя огромная эрудиция, интересные и убедительные соображения в области функциональной морфологии скелета и мускулатуры ископаемых позвоночных, но и его большая любовь к искусству великого певца Ф. И. Шаляпина. Многие любители музыки неоднократно слушали дома у А. Н., а иногда и по радио концерты Шаляпина в записях, с любовью коллекционируемых А. Н. Дружининым.

Палеонтологический институт потерял в нем одного из своих самых верных друзей.

Ю. А. Орлов

СОДЕРЖАНИЕ

И. И. Шмальгаузен. Биологические основы организации кистеперых рыб 3
В. Е. Руженцев. Некоторые вопросы классификации аммоноидей 16
Н. В. Безносов. К систематике юрских Ammonitida 29
Т. В. Пронина. Новые виды фораминифер из нижнеживетских отложений Среднего и Южного Урала 45
И. И. Сулейманов. Новые виды агглютинированных фораминифер из верхнего мела Средней Азии 53
Г. И. Баранова. Некоторые раннепермские мшанки бассейна р. Печоры 62
Н. А. Шишова. Новые пермские мшанки Западного Забайкалья 73
Р. Л. Мерклин. О новом виде кардиид верхнего олигоцена Приаралья 84
Э. И. Воробьева. Новые данные о роде кистеперых рыб Panderichthys из девона СССР 87
М. А. Шишкин. О новом семействе триасовых лабиринтодонтов Yarengiidae. . . 97
Н. К. Верещагин. Гигантское непарнопалое из миоцена Северного Кавказа . . 107
И. А. Шилкина. Древесина нового рода и вида хвойных из нижнемеловых отложений Земли Франца Иосифа 113

ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

Н. А. Болховитина. Наименование ископаемых пыльцы и спор в соответствии с международными правилами ботанической номенклатуры 118

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

П. И. Дорофеев. О палеокарпологическом методе в палеоботанике 128

ХРОНИКА

О работе Советско-Китайской палеонтологической экспедиции АН СССР и АН Китая в 1959 г. **А. К. Рождественский, Чжоу Мин-чен** 142
В палеонтологической секции Московского общества испытателей природы. **В. Н. Шиманский** 147
Новые находки динозавров в Бурятии. **Г. А. Дмитриев** 148
Разное 149
Потери науки 150

1960 PALAEONTOLOGICAL JOURNAL No. 1

EDITORIAL BOARD:

J. A. ORLOV (Editor-in-chief), V. E. RUZHENCEV (Associate Editor),
V. I. GROMOV, P. G. DANILTSCHENKO, I. M. POKROVSKAJA, T. G. SARYTCHEVA,
B. S. SOKOLOV, D. L. STEPANOV, A. L. TAKHTAJAN,
V. A. IVANOVA (Secretary)

CONTENS

I. I. Schmalhausen. Biological basis of organization of crossopterygians. . . 3
V. E. Ruzhencev. Ammonoid in classification problems 16
N. V. Besnossov. To the systematics of the Jurassic Ammonitidae. 29
T. V. Pronina. New foraminifer species from the Lower Jivetian of the Middle and Southern Urals. 45
I. S. Suleimanov. New species of agglutinized foraminifers from the Upper Cretaceous of Middle Asia. 53
G. I. Baranova. Some early Permian Bryozoa of the Pechora river basin 62
N. A. Shishova. New Permian Bryozoa of the Western Transbaikal. 73
R. L. Merklin. A new cardiid species from the Upper Oligocene of the Aral district. 84
E. I. Vorobyeva. New data on Panderichthys, a crossopterygian genus from the Devonian of the USSR. 87
M. A. Shishkin. Yarengiidae, a new family of the Triassic labyrinthodonts. . 97
N. K. Verestchagin. A gigantic perissodactyl from the Miocene of the Northern Caucasus. 107
I. A. Shilkina. The wood of a new Conifera genus and species from the Lower Cretaceous of Franz Joseph Land. 113

PROBLEMS OF TERMINOLOGY

N. A. Bolkhovitina. Denomination of fossil pollen and microspores in accordance with the International Rules of Botanical Nomenclature 118

SCIENTIFIC RESEARCH METHODS

P. I. Dorofeev. On palaeocarpological method in palaeobotany. 128

CHRONICLE

On the work of the Soviet-Chinese palaeontological expedition. **A. K. Rozhdestvensky** and **Chow Minchen** 142
In the Palaeontological Section of the Naturalists' Society of Moscow. **V. N. Shimansky** 147
New occurrences of dinosaurs in Buryatia. **G. A. Dmitriev.** 148
Diversa. 149
Obituary. 150